ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 80

6

ИЮНЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1995

РОССИЙСКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Ответственный редактор номера **Ю. Л. Меницкий**

Зав. редакцией *Е. Б. Кривенко.* Технический редактор *Е. В. Траскевич*
Корректоры *Г. А. Лебедева, Ф. Я. Петрова* и *Г. И. Тимошенко*
Компьютерная верстка И. Ю. *Илюхиной*

ЛР № 020297 от 27.11.91 г. Сдано в набор 17.03.95. Подписано к печати 25.09.95.
Формат 70 x 100 1/16. Гарнитура таймс. Печать офсетная. Усл. печ. л.11.1. Уч.-изд. л. 12.8.
Тираж 807 экз. Тип. зак. 583. С 1217.

Санкт-Петербургская издательская фирма РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская линия, 1. «Ботанический журнал», тел. 350-72-49

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12

УДК 581.41

Л. Е. Гатцук

КОМПЛЕМЕНТАРНЫЕ МОДЕЛИ ПОБЕГА И ИХ СИНТЕЗ

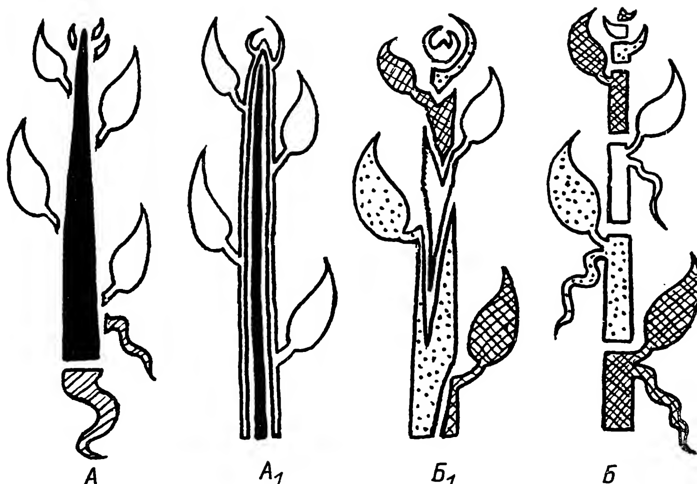
L. E. GATSUK. COMPLEMENTARY MODELS OF A SHOOT AND THEIR SYNTHESIS

Кратко описаны пять основных теоретических моделей, служащих для морфологического анализа вегетативного тела цветковых растений. Эти модели были созданы разными исследователями в разные периоды развития ботанической морфологии на протяжении XIX—XX вв; фактически ни одна из них не потеряла своего значения и в наши дни.

Задача научной теоретической морфологии живых организмов, основоположником которой был И. В. Гёте, — познание закономерностей их строения. Одно из направлений морфологии растений, прямо связанных с идеями Гёте, — поиск элементарных макроморфологических структурных единиц их тела. Попытка вкратце охарактеризовать этот поиск и его результаты на основе классических и современных источников, а также идей Т. И. Серебряковой, выраженных ею в курсе лекций по основным направлениям современной морфологии растений, прочитанных на факультете повышения квалификации в МГПИ им. В. И. Ленина, — задача настоящей заметки.

Первой концепцией, где выявляются элементарные макроморфологические единицы тела растения, стала **концепция триады основных органов** — корня, стебля и листа, впервые четко сформулированная A.-P. De Candolle (1827). Источником концепции, кроме идей Гёте (в частности, относительно общего плана строения цветковых растений), явилась описательная морфология цветковых, основанная К. Линнеем. Эту модель можно охарактеризовать как морфофункциональную (см. рисунок, *А*). В ней предполагается независимость корня, стебля и листа, отсутствие переходных форм между ними, невозможность их преобразования друг в друга; подчеркиваются различия их функций; в ней отражено единство стебля; лист (сейчас бы сказали филлом) воспринимается как отдельность. Почки в модель не включены.

Вторая концепция, где также развиваются наблюдения и идеи Гёте, возникшая всего через 14 лет после первой (Gaudichaud, 1841, и его последователи), получила название **концепции фитонизма** (см. рисунок, *Б*). Высшее растение, по C. Gaudichaud, — это совокупность отдельных растеньиц, «фитонов». Фитон — «стеблевой членик (междоузлие), несущий на верхнем конце лист, а на нижнем, фактически или потенциально, корень». Фитоны, по Gaudichaud, возникая друг на друге, образуют симподий; стеблевые части фитонов вместе образуют стебель — ось побега. Мы сейчас сказали бы, что фитон служит элементарной макроморфологической единицей тела, а побег трактуется как сумма фитонов, возникающих в онтогенезе. Модель можно охарактеризовать как отчасти эпиморфогенетическую. В ней отражены (через понятие фитона) невозможность существования листа без стебля и, наоборот, связь между ними; единство листа, узла и междоузлия. Каждый фитон, напротив, воспринимается как отдельность. Почки в модели не учитываются.





Комплементарные модели побега и их синтез.

Объяснения в тексте.

Создание клеточной теории (Schwann, 1839; Schleiden, 1861) и эволюционной теории Ч. Дарвина (Darwin, 1860) привело к новым методам (например, к методу морфогении) и новым направлениям исследований, к накоплению новых фактов и новым открытиям, к новому взгляду на известное ранее. Сведения об онтогенезе растения и его органов, факты из области гистологии и анатомии (в том числе нодальной анатомии и стелярной теории, а также сведения об отделительном слое листа) показали, что нет безусловной границы между листом и стеблем и, наоборот, есть тесная внутренняя связь между ними, а также их взаимозависимость. Концепция морфологической независимости листа от стебля стала более чем сомнительной. Этого оказалось достаточно для кризиса парадигмы «железной триады органов», несмотря на то что другая часть концепции «триады» — положение о единстве стебля — не была опровергнута.

В результате этого кризиса возникает **третья концепция**, основанная на компромиссной непоследовательной гипотезе, получившей название «теории

перикаулома» (Potonié, 1902) и близкой к ней «теории листовой оболочки» (Saunders, 1922). В этой гипотезе в качестве элементарных макроморфологических единиц выступают, с одной стороны, «внутренний стебель», а с другой — листья с их следами в наружной части стебля (см. рисунок, A_1). Условно ее можно назвать **концепцией «модернизированной триады»**. Возможно, эту модель допустимо считать отчасти эндоморфогенетической. В ней отражено единство листа и периферии стебля.

Концепция фитонизма была также поколеблена интенсивной и аргументированной критикой, основанной на новых фактах из названных выше областей науки. Стало очевидным, что нет безусловной границы между фитонами и, более того, что между ними существует тесная внутренняя связь; в то же время положение об единстве листа, его узла и междоузлия — сердцевине фитонизма — получило новые подтверждения, хотя самостоятельность этого элемента (фитона) оказалась намного меньше, чем полагали фитонисты.

В результате кризиса фитонизма возникла четвертая концепция, которая условно может быть названа **концепцией «модернизированного фитонизма»**; это новая компромиссная непоследовательная гипотеза, в которую в 30-х годах внесла большой вклад школа J. Pristley (1930). Суть гипотезы можно сформулировать следующим образом. Побег разделен на отчетливые, хотя и тесно интегрированные между собой фитоны. Фитон — объемный сегмент оси, примыкающий к зачатку листа и окружающий его листовой след, после того как он появится в онтогенезе (см. рисунок, $Б_1$). Конфигурации таких сегментов описывал сторонник фитонизма А. Н. Бекетов (1861, 1897) и подробно рассматривал В. С. Житков (1983), изучивший зависимость их строения от филлотаксиса. Модель можно охарактеризовать как последовательно эндоморфогенетическую. В ней отражены единство листа, его «листовой поддержки» (совокупности его листовых следов) и прилегающих к ней тканей.

Пятая концепция побега — **«побег как единое целое»** (см. рисунок, *АБ*) — зародилась у различных авторов (см., например, Masters, 1869; Sachs, 1870; Bugnon, 1925, цит. по: Первухина, 1970), но впервые ее четко сформулировал A. Arber (1930, 1941). Концепция возникла в результате ожесточенных дискуссий и специальных дополнительных исследований, а в конечном счете из-за того, что обе компромиссные модели (см. рисунок, A_1, $Б_1$) не способствовали снятию всех накопившихся противоречий. Через 55 лет после ясного аргументированного провозглашения этой новой концепции идея, вдохновлявшая ее автора, была сформулирована в виде лозунга — «через диалектический синтез к новой модели» (Rutishauser, Sattler, 1985). Обобщающая концепция «побег как целое» воспринимается как всеобъемлющая и диалектичная, как наиболее содержательная и полная из современных концепций. Противоборствовавшие ранее гипотезы, каждая из которых вначале претендовала на полноту и окончательность, теперь воспринимаются как отражающие разные стороны одного сложного явления (например, морфофункционального расчленения побега на лист, осевую часть и почки, с которыми связан его «открытый» рост; метамерности как структурного слепка с пульсирующего ритма роста), как комплементарные модели (выражение R. Rutishauser и R. Sattler), а признаки, лежавшие в основе каждой из этих моделей, — как часть характеристики всеобъемлющей модели. При этом в пределах концепции «побег как целое» остается простор для комплементарных моделей, еще не описанных.

В этой интегрированной концепции отражено единство побега, проявляющееся в следующем: а) в онтогенезе побега (дифференциация одного конуса нарастания на зачаток оси, зачатки филломов и зачатки почек; дальнейший рост побега и его динамическая жизнь при постоянном физиологическом взаимодей-

ствии названных частей); б) в предполагаемом на основе осмысления палеонтологических материалов эволюционном становлении побега (происхождение побега как целого из системы теломов через дифференциацию этой системы на осевую и аппендикулярную части с разными функциями); в) при рассмотрении побега в статике (например, ежемоментное функционирование в тесной взаимосвязи — анатомической, физиологической, биохимической — почек, листьев и стебля, их обмен веществами, энергией и с помощью стимуляторов и ингибиторов — информацией; или же такой факт, как единые во всем побеге система гадрома, система лептома, система стереома, система паренхимных тканей и имеющая особое значение система меристематических тканей).

В распространении концепции побега как целого среди русских ботаников велика роль Н. И. Первухиной (1970 и др.).

До сего дня у нас есть, с одной стороны, сторонники какой-либо одной из комплементарных моделей, не признающие остальных концепций, и с другой — сторонники концепции побега как целого, а не как суммы частей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекетов А. Н. Учебник ботаники. 1-е изд. СПб., 1861. 600 с.

Бекетов А. Н. Учебник ботаники. 2-е изд. СПб., 1897. 446 с.

Житков В. С. Величина основания листа как критерий для классификации форм филлотаксиса и характера метамерности побега цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 6. С. 802—822.

Первухина Н. И. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. 168 с.

Arber A. Root and shoot in the Angiosperms: a study of morphological categories // New Phytol. 1930. Vol. 29. N 5. P. 297—315.

Arber A. The interpretation of leaf and root in the Angiosperms // Biol. Rev. 1941. Vol. 16. N 2. P. 81—105.

Candolle A.-P. de. Organographie vegetale. Vol. 1, 2. Paris, 1827. XX. 558 p.

Darwin Ch. The origin of species by means of natural selection. London, 1860. IX. 502 p.

Gaudichaud C. Recherches generales sur l'organographie, la physiologie et l'organogenie des vegetaux // Ann. Sci. Nat. (Bot.). Ser. 2. Paris, 1841. T. 15. P. 257—268.

Potonié H. Die Pericaulom-Theorie // Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1902. Bd 20. S. 502.

Pristley J.H. Discussion on phytonic theories // Rep. Proc. Int. Bot. Congr. Cambridge, 1930. P. 264.

Rutishauser R., Sattler R. Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. 1. General considerations // Bot. Jahrb. Syst. 1985. Vol. 107. N 1-4. P. 415—455.

Saunders E. The leaf-skin theory of the stem: a consideration of certain anatomico-physiological relations in the *Spermatophyte* shoot // Ann. Bot. 1922. Vol. 36. N 142. P. 135—165.

Sohleiden M. Grundzuge der wissenschaftliche Botanik. Leipzig, 1861. 709 S.

Sohwann Th. Mikroskopische Untersuchungen uber die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen. Berlin, 1839. XVI. 207 S.

Московский педагогический
государственный университет

Получено 9 VI 1994

SUMMARY

A brief review of historical development of shoot models is presented. Five contrasting models of shoot of vascular plants implying different ways of shoot dismembering into parts (leaves axes, phytons etc.) are described. The concept of «complementary models» is considered as the most modern and advanced point of view.

УДК 581.331.2 : 582.572.2

В. Н. Косенко, Г. Л. Кудряшова

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ СЕМЕЙСТВА *ALLIACEAE*

V. N. KOSENKO, G. L. KUDRYASHOVA. PALYNOMORPHOLOGY OF THE FAMILY *ALLIACEAE*

С помощью СМ и СЭМ изучена морфология пыльцы 74 видов из 22 родов сем. *Alliaceae*. Пыльцевые зерна изученных видов характеризуются одним апертурным типом (1-бороздные) и достаточно хорошо различаются по деталям строения борозды и поверхности экзины. Выявлено несколько типов экзины: крупносетчатая, сетчатая, мелкосетчатая, сетчато-струйчатая, перфорированно-струйчатая, перфорированная. Пыльцевые зерна наиболее полно изученного рода *Allium* (51 вид) среднего размера и отличаются от пыльцевых зерен остальных родов семейства по расположению борозды (она нередко смещена на латеральную сторону) и по ее длине. У видов секции *Allium* подрода *Allium* борозда далеко заходит на проксимальную сторону и имеет своеобразные в виде треугольника расширения на концах.

Характерные признаки сем. *Alliaceae* J. G. Agardh: зонтиковидное соцветие с 1 или 2 подсоцветными листьями — покрывалом; наличие млечников в чешуях луковиц и в зеленых листьях, млечники обычно членистые, заполненные млечным соком; присутствие во всех тканях растений чесночных и близких к ним летучих масел, придающих специфические луковый или чесночный вкус и запах (исключение составляют род *Nothoscordum* и несколько видов из родов *Allium*, *Tulbaghia*, *Leucocoryne* и *Tristagma*). Принимаемое на основании этих признаков сем. *Alliaceae* представляет собой чрезвычайно разнородную морфологическую группу. Достаточно назвать виды южноафриканского рода *Agapanthus* и южноамериканского *Gilliesia* Lindl. Последний со своеобразными зигоморфными цветками, как и ряд близких к нему южноамериканских родов, безусловно, лишь с сомнением может быть отнесен к луковым (Камелин, 1973). Виды семейства широко распространены в обоих полушариях от 75° с. ш. (о-ва Новая Земля) до 50° ю. ш. (Патагония), за исключением тропических областей, Австралии, Новой Зеландии, и произрастают в самых разнообразных местообитаниях с разными экологическими условиями от высокогорий до побережья морей, от лесов до степей и полупустынь. В связи с этим становится понятным постоянный пересмотр систематиками объема и ранга как всего семейства, так и его таксономических подразделений.

Сем. *Alliaceae* в современном его понимании (Тахтаджян, 1987) представлено 3 подсемействами — *Agapanthoideae*, *Allioideae*, *Gilliesioideae*, хорошо очерченными морфологически. Данное семейство также привлекает внимание морфологов, эмбриологов, палинологов и анатомов, но проведенные представителями этих специальностей исследования его далеко не полные и по-настоящему только начинаются.

Имеющиеся в литературе данные о строении оболочки пыльцы видов сем. *Alliaceae* крайне недостаточны и получены главным образом с использованием светового микроскопа (Drahowzal, 1936, Maia, 1941; Куприянова, 1948; Ikuse, 1956; Beug, 1961; Nair, Sharma, 1965; Radulescu, 1972—1973; Schulze, 1980; Pastor, 1981). Наиболее полное по объему исследование выполнено W. Schulze (1980), хотя полученные данные не нашли отражения в предложенной им системе сем. *Alliaceae*, построенной на основании эмбриологических,

цитологических признаков, а также морфологии семян. С помощью же сканирующего электронного микроскопа описаны пыльцевые зерна лишь небольшого числа видов из родов *Allium* и *Milla* (Martin, Drew, 1970; Solomon et al., 1973; Куприянова, Алиев, 1979).

Настоящая работа по изучению морфологии пыльцы представителей всех подсемейств проведена с целью получения новых палинологических данных и использования их для систематики этого интересного семейства, равно как и для углубления биологических знаний о нем.

Материал и методика

Для исследования использован главным образом материал из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), по ряду североамериканских видов гербарные образцы были получены из British Museum of Natural History, England (BM) и Botanical Garden, New York (NY). По некоторым видам родов *Agapanthus*, *Tulbaghia*, *Dichelostemma*, *Brevoortia*, *Hesperoscordum*, *Calliprora* и *Triteleia* живой материал (цветки) был предоставлен нам для изучения сотрудником Ботанического сада БИН М. В. Барановой, которой мы выражаем искреннюю благодарность. Виды *Nectaroscordum siculum* subsp. *bulgaricum* и *Nothoscordum bivalve* изучены по гербарию, хранящемуся в Институте ботаники Армении (ERE). В списке изученного материала указано место хранения образца. Для упрощения изложения материала место хранения LE опущено.

Морфология пыльцы изучена с помощью светового (СМ, NF-Zeiss) и сканирующего электронного (СЭМ; Jeol, JSM-35C) микроскопов. Для СМ препараты приготовлены по стандартной методике (Erdtman, 1943), с помощью СЭМ изучена главным образом неацетолизированная пыльца. Однако, учитывая тот факт, что на поверхности пыльцы некоторых видов, и в первую очередь видов рода *Allium*, имеется значительная по толщине трифина, или Pollenkitt, для уточнения типа поверхности экзины и деталей ее строения пыльцевые зерна 2—3 раза промывали в 70%-м растворе этилового спирта и после этого помещали на предметный столик для дальнейшего напыления и просмотра в СЭМ.

Наиболее подробно изучено строение спородермы рода *Allium* (51 вид), исследованы представители всех выделяемых современными систематиками подродов.

В общей сложности проанализирована морфология пыльцы 74 видов из 22 родов по 104 образцам.

Исследованные образцы. *Agapanthus praecox* Willd. subsp. *orientalis* (E. Leighton) F. Leighton: оранжерея БИН, культивируется. *Allium affine* Ledeb.: Азербайджанская ССР, Лерикский р-н, 1963, Е. Бобров, Н. Цвелев; Дагестан, Табасаранский р-н, 1988, Ш. Гусейнов; Дагестан, с. Талги, Волчье ущелье, 1989, Ш. Гусейнов; Армения, Спитакский р-н, с. Памбак, 1960, С. Черепанов, Н. Цвелев. *A. akaka* S.G. Gmelin ex Schult. et Schult. fil.: Армения, 1979, № 31, Ю. Меницкий; Нахичеванская АССР, 1967, Е. Мордак. *A. albidum* Fisch. ex Bieb.: Чечено-Ингушская АССР, верховья р. Шаро-Аргун, 1988, Л. Аверьянов. *A. artvinense* Miscz. ex Grossh.: Артвинская обл., sine coll. *A. atrosanquineum* Kar. et Kir.: окр. Алма-Аты, Чимбулак, 1982, № 2, Л. Вахтина. *A. atroviolaceum* Boiss.: Чечено-Ингушская АССР, пос. Кирова, Сунженский хр., 1988, В. Прима; Грузия, между Гардабани и Гареджи, 1970, Ю. Меницкий. *A. aucheri* Boiss.: Армения, окр. пос. Такерлу, 1984; Г. Конечная; Армения, Артикский р-н, гора Арагац, пос. Пемзашен, 1960, Н. Цвелев; Армения, гора Арап-лер, 1969, Ахвердов. *A. bodeanum* Regel: Туркмения, Айдере, 1979, Ю. Кожевников. *A. caesium* Schrenk: Казахстан, Большое Алма-Атинское ущелье, 1989, № 25, Л. Вахтина; Алма-Атинская обл., район Капчагайского водохранилища, 1973, Г. Кудряшова. *A. callidictyon* C. A. Mey.: Нахичеванская АССР, в 6 км от Джульфы, левый берег р. Аракс, 1972, О. Лавелиус. *A. candoleanum* Albov: Абхазия, окр. пос. Гюзля, 1989, Д. Гельтман. *A. cardiostemon* Fisch. et C. A. Mey.: Нахичеванская АССР, 1974, Ю. Меницкий. *A. caspium* (Pall.) Bieb.: предгорья Бадхыза, в 40 км от Серакса, 1989, В. Косенко. *A. christophii* Trautv.: Копет-Даг, долина р. Чандырь, нижняя часть сая Тиаминь, 1988, В. Косенко. *A. cyrilli* Ten.: Крым, Ласпи, 1977, № 1706, Е. Мордак. *A. darwasicum* Regel: Придарвазье, ущелье Тайтуто, территория садов, 1986, В. Косенко. *A. decipiens* Fisch.: Ставропольский край, 1972, № 1096, О. Захарьева, Е. Мордак. *A. delicatulum* Stev. ex Schult. et Schult. fil.: Казахстан, Каратау, 1983, Н. Ляшенко; Казахстан, ст. Анархай, 1971, Р. Закирова. *A. dictyoprasum* C. A. Mey.: Нахичеванская АССР, Шахбузский р-н, с. Гарабаба, 1974, Ю. Меницкий; Нахичевань, 1931, И. Карягин, Б. Сафонов; Южная Армения, Катанский р-н, 1958, А. Ахвердов. *A. erubescens* C. Koch: Дагестан, Рутульский р-н, с. Гельшен, 1978, Т. Попова. *A. filidens* Regel: Таджикистан, в 25 км выше Нурека, 1983, Б. Коротяев. *A. flavescens* Bess.: Украина, заповедник «Каменные мо-

гилы», 1977, Н. Федорончук. *A. fuscoviolaceum* Fomin: Чечено-Ингушская АССР, Советский р-н, окр. с. Шарой, 1988, № 2722, Л. Аверьянов; Чечено-Ингушская АССР, Шелковниковский р-н, к северу от ст. Новощедринская, 1988, № 2088, Д. Гельтман. *A. gigantheum* Regel: Таджикистан, Терай, перед Николаевским спуском, 1986, В. Косенко. *A. globosum* Bieb. ex Redouté: Усть-Каменогорск, правый берег р. Иртыш, 1977, № 475, Н. Федорончук; Ставропольский край, к северу от ст. Ново-Екатериновка, 1988, № 1727, Д. Гельтман, А. Доломатова. *A. griffithianum* Boiss.: Таджикистан, Бабатаг, перевал Чарров, 1986, В. Косенко; Таджикистан, Кой-Пиез-Тау, 1986, В. Косенко. *A. hymenorrhisum* Ledeb.: Казахстан, Большое Алма-Атинское ущелье, 1989, № 26, Л. Вахтина. *A. iliense* Regel: Таукумы, Айдарлы, 1971, Л. Вахтина. *A. inaequale* Janka: Украина, заповедник «Каменные могилы», 1977, Н. Федорончук. *A. maackii* Prokh.: Приморский край, Хасанский р-н, п-ов Ломоносов, 1976, Е. Минская. *A. moschatum* L.: Дагестан, правый берег р. Ямансу, в 3 км западнее г. Хасавюрт, 1989, № 118, Ю. Меницкий; Дагестан, в 5 км южнее Игали, 1989, Ю. Меницкий; Краснодарский край, Анапский р-н, склоны к с. Варваровка, 1989, № 138, Ю. Меницкий и др. *A. nutans* L.: Усть-Каменогорск, правый берег р. Иртыш, 1977, № 789, Н. Федорончук. *A. ochotense* Prokh.: Уссурийский залив, бухта Муравьиная, 1976, Степанов (VLA). *A. oreophilum* C.A. Mey.: Таджикистан, Бабатаг, 1971, В. Прима; Кавказ, 1861, Оверин; Узбекская ССР, Калиф-Шарабадская гряда, близ пос. Акташ, 1988, В. Косенко. *A. paczoskianum* Tuzs.: Дагестан, Кизимортовский р-н, правый берег р. Сулак, между селами Миатли и Верхний Чирюрт, 1961, № 1406, Н. Цвелев; Крым, восточная часть Байдарской яйлы, 1977, № 487, Н. Федорончук. *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don fil.: Азербайджан, 1974, О. Захарьева, Шевченко; Азербайджан, 1980, № 304, Т. Попова. *A. ponticum* Miscz. ex Grossh.: prov. Batum, pagum Behlevan, 1902, Alexeenko et Woronov: Грузия, Ахалцихский р-н, р. Кура, 1980, № 326, Т. Попова. *A. pseudoampeloprasum* Miscz. ex Grossh.: Нахичеванская АССР, с. Бузгоф, 1952, Ан. и Ал. Федоровы. *A. odorum* L.: Монголия, культивируется в БИН им. В. Л. Комарова РАН, № 86/141. *A. rotundum* L.: Краснодарский край, Анапский р-н, долина р. Сукко, 1989, № 1454, А. Долматова; Краснодарский край, ст. Темижбекская, 1989, № 487, А. Долматова; г. Ставрополь, 1988, Б. Коротяев. *A. sabulosum* Stev. ex Bunge: Алма-Атинская обл., Чиликский р-н, в 2 км от ст. Аяк-Калкан, 1971, В. Трифонова; Казахстан, Таукумы, 1982, Л. Вахтина. *A. saxatile* Bieb.: Крым, Байдарская яйла, 1979, Н. Федорончук; Северо-Осетинский гос. заповедник, р. Цейдон, 1967, № 26, В. Серов, И. Соколова. *A. schoenoprasoides* Regel: Казахстан, Большое Алма-Атинское оз., 1973, Г. Кудряшова. *A. semenovii* Regel: Киргизия, 1989, № 21, Л. Вахтина, *A. sphaerocephalon* L.: Краснодарский край, Ейский р-н, коса Долгая, 1988, № 239, А. Долматова. *A. stamineum* Boiss.: Армения, Октемберянский р-н, окр. Ервандашата, Ю. Меницкий, Т. Попова; Армения, с. Каракерт, 1980, № 321, Ю. Меницкий, Т. Попова. *A. subtilissimum* Ledeb.: Усть-Каменогорск, правый берег р. Иртыш, 1977, Н. Федорончук. *A. suvorovii* Regel: Туркмения, Айдере, 1979, Ю. Кожевников. *A. ursinum* L.: Грузинская ССР, 1987, № 389, Г. Медведева, Е. Мордак. *A. victorialis* L.: Северо-Осетинский гос. заповедник, Цейское ущелье, 1987, № 64, В. Серов; Чечено-Ингушская АССР, р. Аргун, 1988, № 2424, Л. Аверьянов, Д. Гельтман. *A. weschnjakowii* Regel: Киргизия, Тосор, 1989, Л. Вахтина. *Ancrumia cuspidata* Harv.: Chile, prov. Coquimbo, 1918, C. Skottsberg (NY). *Bessera elegans* Schult.: state Jaliso, 1889, C. Pringle (NY); Mexica, 1938, N 12035, G. Hinton (NY). *Bloomeria aurea Kellogg:* S. California, San Diego County, 1803, N 3498, Le Roy Amramus (NY). *Brevoortia ida-maia* Wood.: California, West of Trinity Liman Benson sine col. N 2188 (NY). *Brodiaea coccinea* Gray: California, 1897, H. Brown (NY). *Calliprora ixioides* (Ait. fil.) Greene: оранжерея БИН, культивируется. *Caloscordum neriniflorum* Herb.: Читинская обл., окр. с. Кайдалово, 1973, № 741, Карпова; Читинская обл., Оловянниковский р-н, Цугольская степь, 1951, Л. Сергиевская. *Dichelostemma californicum* (Torr.) Wood: оранжерея БИН, культивируется. *D. pulchella* (Salisb.) Heller.: Tucson Pima County, 1963, Valerie Porter (NY). *Hesperoscordum hyacinthinum* Lindl.: оранжерея БИН, культивируется. *Leucocoryne ixioides* Lindl.: Chile, prov. Coquimbo, 1917, C. and J. Skottsberg (NY). *Miersia chilensis* Lindl.: Chile, Quebrada Encanares, 1939, E. Reed (NY). *Milla biflora* Cav.: Mexico, 25 km NW de N Terozotlan, 1970, N 21, R. Trejoa (NY). *Milula spicata* Prain: Tibet, Gyamda, Tsangpo, Valley, 1935, N 12256, E. Kingdon-Ward (BM); Tibet, Kyichu Valley, 14 ml E of Lhasa, 1939, N 365, H. Richardson (BM). *Nectaroscordum siculum* (Ueria) Lindl. subsp. *bulgaricum* (Janka) Stearn: Молдавская ССР, 1937, № 35373, C. Zahariadi. *N. tripedale* (Trautv.) Grossh.: Азербайджанская ССР, Нахичеванская АССР, окр. г. Ордубада, 1982, А. Погосян. *Nothoscordum bivalve* (L.) Britton.: Louisiana, 1975, S. Odom (ERE). *Stropholirion volubilis* Lindl.: California, 1917, H. Eduardz (NY). *Trichlora peruviana* Baker: De Mejorada, dept. Huancarelia, 1950, N 765, Ochobi (NY). *Tristagma nivale* Poepp.: Chile, Magallanes Punta Avenas, 1940, N 1487, R. Santesson (NY). *Triteleia laxa* Benth.: оранжерея БИН, культивируется. *T. peduncularis* Lindl.: оранжерея БИН, культивируется.

Результаты исследований

Подсем. *Agapanthoideae*

Род *Agapanthus* L'Her. (табл. I, *1—3*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, крупные, 36.4 × 57.6 мкм, лодочковидные или продолговато-эллипсоидальные. Борозда длинная, дистальная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая, у лодочковидных более широкая, до 3.0—4.0 мкм. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая. Ячеи

неравномерно распределены по поверхности, наиболее крупные — в центре пыльцевого зерна (табл. I, *2,3*), неправильной или почти округлой формы, 1.0—2.0 мкм (табл. I, *1*). Стенки ячей 0.6—1.0 мкм шир., с мелкими перфорациями, 0.1—0.3 мкм в диам. Дно ячей бугорчатое.

Подсем. *Allioideae*

Триба *Allieae*

Род *Allium* L. (табл. II—V)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, от 15.3 × 26.8 (*A. akaka*, *A. griffithianum*) до 24.9 × 48.0 мкм (*A. ochotense*), эллипсоидальные или лодочковидные, в очертании с полюса от продолговато-эллиптических до широкоэллиптических. Бороздка дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна (у большей части видов) или заходит на проксимальную сторону и расширяется на концах в виде треугольника (у видов секции *Allium* подрода *Allium* (табл. III, *3*, *4*, *7*, *9*)); щелевидная (табл. II, *7*, *9*); достаточно узкая, одной ширины по всей длине и на концах менее глубокая (табл. IV, *2*, *5*, *6*) либо значительной ширины (до 5.0 мкм) и постепенно сужается к концам (табл. II, *2*; III, *11*). Мембрана борозд складчатая (табл. III, *10*) или бугорчатая (табл. V, 6). У отдельных пыльцевых зерен видов *A. erubescens*, *A. moschatum*, *A. schoenoprasoides*, *A. ursinum* борозда находится не в центре дистальной стороны, а смещена на латеральную поверхность, щелевидная и намного короче длинной оси пыльцевого зерна. Экзина 1.5—1.9 мкм толщ., столбиковая, тектатная и семитектатная, перфорированно-струйчатая (табл. II, *1*, *4*, *6*; III, *5*, *6*; IV, *1*, *4*, *7*; V, *1*, *4*, *9*, *10*), мелкосетчатая (табл. II, *8*; III, *1*, *2*), сетчато-струйчатая (табл. II, *10*; III, *8*; IV, *9*). Перфорации размером до 0.1 мкм. Ячеи чаще округлые, 0.1—1.0 мкм в диам. Стенки ячей 0.2—0.3 мкм шир., чаще извилистые, сплошные. Поверхность экзины неодинакова в разных частях пыльцевого зерна. Даже при одном перфорированно-струйчатом типе меняется ориентация струй: у края борозды они располагаются перпендикулярно большой оси пыльцевого зерна, а на латеральных сторонах пыльцевого зерна струи короче и лежат вдоль большой оси. Если экзина мелкосетчатая, то ячеи наиболее четко выражены в центре латеральных сторон и постепенно к краям борозды и к концам пыльцевого зерна поверхность ее становится более рельефной, а ячеи превращаются в мелкие перфорации (перфорированно-струйчатая экзина). Аналогично меняется рисунок и при сетчато-струйчатом типе, т. е. уменьшается размер ячей и увеличивается рельеф поверхности за счет укорочения струй и изменения их направления к концам пыльцевого зерна и к краям борозды.

Род *Allium* является достаточно однородным по строению оболочки пыльцы. Различия между видами проявляются в деталях строения поверхности экзины, в ее толщине, строении борозд, размерах самих пыльцевых зерен. Нами изучены представители всех выделяемых подродов (*Allium*, *Rhizirideum* (Koch) Wendelbo, *Amerallium* Traub., *Melanocrommyum* (Webb. et Berth.) Rouy) и при этом не установлены четкие палиноморфологические признаки, характеризующие подроды. Среди всех изученных видов рода *Allium* значительно выделяются по строению борозды представители секции *Allium* типового подрода. У пыльцевых зерен видов секции *Allium* борозды очень длинные, всегда заходят на проксимальную сторону, образуя на концах расширения треугольной формы (табл. III, *3*, *4*, *7*, *9*), с бугорчатой мембраной. Среди остальных изученных видов лишь у отдельных пыльцевых зерен видов *A. moschatum* (подрод *Allium*, секция *Scorodon* Koch), *A. darwasicum* и *A. cardiostemon* (подрод *Melanocrommyum*) борозды незначительно заходят на проксимальную сторону, однако на концах

они не имеют расширений треугольной формы. У пыльцевых зерен подродов *Amerallium* и *Melanocrommyum* обнаружен один тип поверхности экзины (перфорированно-струйчатый), в то время как у представителей 2 других подродов (*Allium* и *Rhizirideum*) наряду с перфорированно-струйчатой выявлены мелкосетчатая и сетчато-струйчатая экзины.

Род *Nectaroscordum* Lindl. (табл. I, *4*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 19.9—21.1 × 28.8—30.7 мкм, эллипсоидальные или лодочковидные. Борозда длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, находится в центре дистальной стороны или реже смещена на латеральную сторону, по всей длине одной ширины, узкая, 3.8—4.0 мкм шир., с закругленными концами. Экзина 1.5 мкм толщ., столбиковая, тектатная, перфорированно-струйчатая (табл. I, *4*). Перфорации 0.1 мкм. Струйки 0.4—0.5 мкм шир., короткие. В центре пыльцевого зерна поверхность менее рельефная, струи более сглаженные.

Род *Milula* Prain (табл. I, *5*, *6*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 21.10 × 34.5 мкм, эллипсоидальные или лодочковидные. Борозда длинная, дистальная, доходит до концов пыльцевого зерна или нередко короче и смещена на латеральную сторону, одной ширины (2.0—3.0 мкм) по всей длине, с закругленными концами (табл. I, *6*) и бугорчатой мембраной. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, тектатная, перфорированно-струйчатая, одного типа на всей поверхности (табл. I, *5*). Перфорации 0.1 мкм, струйки короткие, 0.3—0.4 мкм шир.

Род *Nothoscordum* Kunth

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 21.1 × 28.8 мкм, эллипсоидальные или лодочковидные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая или щелевидная. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, тектатная, перфорированная, одного типа на всей поверхности. Перфорации 0.2—0.3 мкм, располагаются на расстоянии 0.2—0.3 мкм друг от друга.

Род *Caloscordum* Herb.

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 21.1 × 36.4 мкм, эллипсоидальные или лодочковидные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, чаще щелевидная, нередко расширяется к концам. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, тектатная, перфорированно-струйчатая. Перфорации 0.1 мкм, струйки тонкие, длинные, 0.2—0.3 мкм шир.

Род *Hesperoscordum* Lindl.

Пыльцевые зерна 1-бороздные, крупные, 41.6 × 66.8 мкм, широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, широкая, 8.0—15.0 мкм, с гладкой мембраной. Экзина 2.6 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи округлой или овальной формы, 0.6—1.5 мкм. Стенки ячей 0.4—0.5 мкм шир., сплошные. Дно ячей бугорчатое.

Род *Leucocoryne* Lindl. (табл. I, *7*, *8*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 18.0 × 30.7 мкм, продолговато-эллипсоидальные (табл. I, *8*). Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, одной ширины (5.0 мкм) по всей длине. Экзина

1.9 мкм толщ., столбиковая, тектатная, мелкосетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи размером 0.3—0.5 мкм. Стенки ячей 0.1—0.2 мкм шир., сплошные (табл. I, *7*).

Род *Tulbaghia* L. (табл. I, *10*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера 26.8 × 38.4 мкм, продолговато-эллипсоидальные или лодочковидные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая или щелевидная. Экзина 1.5 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая, одного типа на всей поверхности (табл. I, *10*). Ячеи почти округлые, 0.3—1.0 мкм. Стенки ячей 0.3—0.5 мкм шир., сплошные.

Род *Tristagma* Poepp.

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 21.1 × 46.0 мкм, продолговато-эллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, щелевидная. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи неправильной формы, 0.5—1.2 мкм. Стенки ячей 0.4—0.5 мкм шир., сплошные.

Триба *Brodiaeaeae*

Род *Bloomeria* Kellogg

Пыльцевые зерна 1-бороздные, крупные, 46.0 × 67.2 мкм, широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, до 3.0 мкм шир., или щелевидная. Экзина 2.6 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи чаще округлые или неправильной формы, 0.3—1.5 мкм. Стенки ячей 0.3 × 0.5 мкм шир., сплошные или с редкими перфорациями.

Род *Triteleia* Dougl. ex Lindl. (табл. I, *9—11*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера или крупные, 36.4—44.2 × 46.0—71.1 мкм, широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна (табл. I, *11*), одной ширины (4.0—10.0 мкм) по всей длине, со складчатой или гладкой мембраной. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая (табл. I, *9*), одного типа на всей поверхности. Ячеи округлой или овальной формы, 0.3—2.0 мкм. Стенки ячей 0.4—0.8 мкм шир., сплошные или с редкими перфорациями. Дно ячей бугорчатое.

Род *Calliprora* Lindl. (табл. I, *12*; VI, *1*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, крупные, 24.9 × 58.2 мкм, широкоэллипсоидальные (табл. I, *12*). Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая, со складчатой мембраной. Экзина 2.6 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, крупносетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи округлой или овальной формы, 0.5—4.0 мкм. Стенки ячей 0.8—1.0 мкм шир., сплошные или с редкими перфорациями. Перфорации 0.5—0.6 мкм в диам. Дно ячей бугорчатое, бугорки (1—2 шт.), как правило, в центре крупных ячей (табл. VI, *1*).

Род *Brodiaea* Smith (табл. VI, *2*, *3*, *5*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, крупные, 48.0 × 87.2 мкм, широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна или реже заходит на проксимальную сторону (табл. VI, *3*, *5*), широкая, до 10.0 мкм, с

бугорчатой мембраной. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, крупносетчатая. Ячеи неправильной формы, 1.0—4.0 мкм, неравномерно распределены на поверхности, наиболее крупные — в центре поверхности. Стенки ячей 0.3—0.8 мкм шир., сплошные или с редкими перфорациями. Дно ячей бугорчатое. Внутри отдельных крупных ячей выявлено 6—8 бугорков (табл. VI, *2*).

Род *Brevoortia* Kellogg (табл. VI, *4*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, крупные, 49.9 × 68.4 мкм, широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, одной ширины (4.0—5.0 мкм) по всей длине, с бугорчатой мембраной. Экзина 2.3 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, крупносетчатая. Ячеи округлой или овальной формы, 0.5—5.0 мкм, неравномерно распределены на поверхности, наиболее крупные — в центре пыльцевого зерна. Стенки ячей 1.0—1.2 мкм шир., с перфорациями. Дно ячей бугорчатое, в одной ячее до 10 бугорков.

Примечание. Среди типичных 1-бороздных пыльцевых зерен в изученном образце обнаружено пыльцевое зерно с 3-лучевой апертурой (щелью) и оперкулумом на апертуре (табл. VI, *4*).

Род *Dichelostemma* Kunth (табл. VI, *6—8*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 24.9—28.8 × 34.5—36.4 мкм, широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна или концы ее незначительно заходят на противоположную сторону (табл. VI, *6*, *8*), 3.0—4.0 мкм шир., с бугорчатой мембраной (табл. VI, *7*). Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, крупносетчатая. Ячеи неправильной формы, 0.5—2.5 мкм, неравномерно распределены на поверхности. Стенки ячей 0.8—1.0 мкм шир., сплошные или с редкими перфорациями. Дно ячей бугорчатое.

Род *Stropholirion* Torr.

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера или крупные, 28.8—32.6 × × 49.9—53.7 мкм, эллипсоидальные или широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, одной ширины (3.0—5.0 мкм) по всей длине, глубокая, с бугорчатой мембраной. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи овальной формы, 0.8—2.5 мкм. Стенки ячей 0.5—0.8 мкм шир., сплошные или с редкими перфорациями. Дно ячей бугорчатое.

Триба *Milleae*

Род *Bessera* Schult. fil. (табл. VI, *9*, *10*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, крупные, 53.7—65.2 × 99.1—97.8 мкм, лодочковидные или широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна; у лодочковидных она может быть очень широкой, 5.5—19.2 мкм; расширяющаяся к концам, со складчатой мембраной (табл. VI, *9*). Экзина 3.4 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, крупносетчатая (табл. VI, *10*), одного типа на всей поверхности. Ячеи очень глубокие, неправильной формы, 7.0—10.0 мкм. Стенки ячей 0.8—1.0 мкм шир., сплошные, ближе к краям борозды с перфорациями. Дно ячей бугорчатое.

Род *Milla* Cav.

Пыльцевые зерна 1-бороздные, крупные, 71.0 × 101.6 мкм, широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна,

широкая, до 10.0 мкм, с почти гладкой мембраной. Экзина 3.0 мкм шир., столбиковая, семитектактная, крупносетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи чаще почти округлые, 0.2—2.5 мкм. Стенки ячей 0.5—1.0 мкм шир., сплошные или с редкими перфорациями. Дно ячей бугорчатое, чаще 1 бугорок в центре ячеи.

Подсем. *Gilliesioideae*

Род *Ancrumia* Harv. ex Baker

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 24.9 × 40.8 мкм, широкоэллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, одной ширины (2.0—3.0 мкм) по всей длине. Экзина 1.5 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи неправильной формы, 0.5—1.5 мкм. Стенки ячей 0.2—0.4 мкм шир., сплошные или с редкими перфорациями, иногда прерывистые.

Род *Miersia* Lindl. (табл. VI, *11*, *12*)

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 12.8—15.3 × 24.9—32.4 мкм, широкоэллипсоидальные (табл. VI, *11*). Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, узкая. Экзина 1.5 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, мелкосетчатая (табл. VI, *12*), одного типа на всей поверхности. Ячеи почти округлые, 0.2—0.8 мкм. Стенки ячей 0.3—0.5 мкм шир., сплошные.

Род *Trichlora* Baker

Пыльцевые зерна 1-бороздные, среднего размера, 26.8 × 42.2 мкм, лодочковидные или эллипсоидальные. Борозда дистальная, длинная, доходит до концов пыльцевого зерна, одной ширины (3.0—4.0 мкм) по всей длине. Экзина 1.9 мкм толщ., столбиковая, семитектатная, сетчатая, одного типа на всей поверхности. Ячеи неправильной формы, 0.5—1.0 мкм. Стенки ячей 0.4—0.5 мкм шир., сплошные.

Обсуждение результатов

Сем. *Alliaceae* достаточно гетерогенно по палинологическим признакам (см. таблицу). Пыльцевые зерна представителей сем. *Alliaceae* по размерам крупные или средние, лодочковидные или эллипсоидальные (от продолговато-эллипсоидальных до широкоэллипсоидальных), 1-бороздные. Борозда чаще расположена симметрично, по всей вероятности, на дистальной стороне либо смещена на латеральную поверхность (у видов родов *Allium*, *Nectaroscordum*, *Milula*), длинная, доходит до концов пыльцевого зерна (у большой части изученных видов) или заходит на проксимальную сторону закругленными концами (у видов родов *Brodiaea* и *Dichelostemma*). Иногда борозда на концах имеет расширения треугольной формы (у видов секции *Allium* рода *Allium*); чаще борозды узкие или щелевидные, глубокие, с бугорчатой, складчатой, реже гладкой (у видов *Triteleia*) мембраной. Экзина от 1.5 (у родов *Nectaroscordum*, *Tulbaghia*, *Ancrumia*, *Miersia*) до 3.4 мкм толщ. (у рода *Bessera*), столбиковая, тектатная или чаще семитектатная. Поверхность экзины мелкосетчатая (у родов *Miersia* и *Leucocoryne*, у части видов рода *Allium*), сетчатая (у родов *Hesperoscordum*, *Tulbaghia*, *Tristagma*, *Bloomeria*, *Triteleia*, *Ancrumia*, *Trichlora*), крупносетчатая (у родов *Calliprora*, *Brodiaea*, *Brevoortia*, *Dichelostemma*, *Stropholirion*, *Bessera*, *Milla*), перфорированно-струйчатая (у отдельных видов родов *Allium*, *Nectaroscordum*, *Milula*, *Caloscordum*), перфорированная (у рода *Nothoscordum*),

сетчато-струйчатая (у отдельных видов рода *Allium*). Рисунок поверхности экзины одинаков на всей поверхности пыльцевого зерна (у большей части изученных видов) или неодинаков (у видов родов *Agapanthus*, *Allium*, *Nectaroscordum*, *Brodiaea*, *Brevoortia*, *Dichelostemma*). При сетчатой и крупносетчатой поверхности экзины крупные ячеи находятся в центре поверхности пыльцевого зерна и их размер постепенно уменьшается по направлению к краям борозды и к концам пыльцевого зерна (у видов родов *Agapanthus*, *Brodiaea*, *Brevoortia*, *Dichelostemma*). При перфорированно-струйчатой поверхности экзины наиболее рельефный рисунок и перпендикулярное расположение струй наблюдаются у краев борозды (у видов родов *Allium*, *Nectaroscordum*).

Кроме размера и формы ячей, признаками, позволяющими разграничивать пыльцевые зерна отдельных родов, являются толщина стенок ячей и их строение (сплошные или с перфорациями). Сплошные стенки выявлены у сетчатой (у видов родов *Hesperoscordum*, *Trichlora*, *Tulbaghia* и *Tristagma*) и мелкосетчатой (у видов родов *Leucocoryne* и *Miersia*) экзин. Самые узкие стенки ячей имеют пыльцевые зерна рода *Leucocoryne.*

Таким образом, по набору палиноморфологических признаков роды сем. *Alliaceae* достаточно хорошо различаются между собой. Согласно палинологическим данным, в целом подтверждается предложенный А. Л. Тахтаджяном (1987) вариант системы этого семейства. Наиболее сходны по морфологии пыльцы роды *Nectaroscordum* и *Milula*, *Caloscordum*, бóльшая часть видов рода *Allium* с перфорированно-струйчатой поверхностью экзины. В эту же группу родов входит род *Leucocoryne*, который незначительно отличается от остальных родов более сглаженной мелкосетчатой экзиной. Пыльцевые зерна родов *Tulbaghia* и *Tristagma* сходны с пыльцевыми зернами рода *Leucocoryne* по большинству признаков и выделяются только более крупной сеткой (сетчатая экзина) на поверхности экзины.

По комплексу признаков пыльцевые зерна родов *Allium*, *Nectaroscordum*, *Milula*, *Nothoscordum*, *Caloscordum*, *Leucocoryne* образуют одну палиногруппу, что соответствует выделению этих родов в самостоятельную трибу *Allieae* подсем. *Allioideae.*

Наиболее интересным и разнообразным по строению спородермы является род *Allium*, который в эволюционном плане, по-видимому, следует считать самым молодым в этой трибе, о чем свидетельствуют длина (концы заходят на проксимальную сторону) и расположение (латеральное наряду с дистальным) борозды. Борозды, далеко заходящие на проксимальную сторону и имеющие на концах расширения треугольной формы, встречаются у однодольных крайне редко. Подобное строение апертуры и ее складчато-бугорчатая мембрана описаны для пыльцевых зерен монотипного рода *Agrostocrinum* F. Muell. сем. *Formiaceae* J. G. Agardh (Косенко, 1994). У пыльцевых зерен *Agrostocrinum* апертура имеет вид дистальной 3-лучевой щели (trichotomosulcate), концы лучей далеко заходят на проксимальную сторону и образуют на концах расширения треугольной формы.

Пыльцевые зерна родов *Bloomeria*, *Triteleia*, *Calliprora*, *Brodiaea*, *Brevoortia*, *Dichelostemma*, *Stropholirion*, *Hesperoscordum* образуют еще одну палиногруппу, отличающуюся от первой (роды трибы *Allieae*) наиболее крупными пыльцевыми зернами с более толстой, крупносетчатой экзиной и в отдельных случаях (у родов *Brodiaea* и *Dichelostemma*) с заходящими на проксимальную сторону бороздами. Однако в этом случае борозды одной ширины по всей длине, с закругленными концами. Единственный из этой группы род *Hesperoscordum* имеет пыльцевые зерна, у которых стенки ячей на поверхности экзины сплошные. Наиболее крупными в семействе и имеющими наиболее толстую экзину (3.0—3.4 мкм) являются пыльцевые зерна родов *Milla* и *Bessera*, что также соответствует мнению систематиков о выделении этих родов в отдельную трибу *Milleae.*

Основываясь на морфологии пыльцы, нельзя принять высказанную ранее

Сравнительно-палинологическая характеристика родов сем. *Alliaceae*

№ п/п	Роды	Размер пыльцевых зерен, мкм	Форма пыльцевых зерен	Толщина экзины, мкм	Длина дистальной борозды	Поверхность экзины	Особенности строения поверхности экзины			
							расположение элементов	размер ячей, перфораций, мкм	строение стенок ячей	ширина стенок ячей или расстояние между перфорациями, мкм
1	*Agapanthus*	Крупный	Лодочковидная, продолговато-эллипсоидальная	1.9	До концов пыльцевого зерна	Сетчатая	Неравномерное	1.0—2.0	С перфорациями	0.5—1.0
2	*Allium*	Средний	То же	1.5—1.9	До концов пыльцевого зерна, заходит на проксимальную сторону	Перфорированно-струйчатая, мелкосетчатая, сетчато-струйчатая	То же	0.1—1.0	Сплошные	0.2—0.3
3	*Nectaroscordum*	»	» »	1.5	До концов пыльцевого зерна	Перфорированно-струйчатая	» »	0.1	—	0.4—0.5
4	*Milula*	»	» »	1.9	То же	То же	Равномерное	0.1	—	0.3—0.4
5	*Nothoscordum*	»	» »	1.9	» »	Перфорированная	»	0.2—0.3	—	0.2—0.3
6	*Caloscordum*	»	» »	1.9.	» »	Перфорированно-струйчатая	»	0.1	—	0.2—0.3
7	*Hesperoscordum*	Крупный	Широкоэллипсоидальная	2.6	» »	Сетчатая	»	0.6—1.5	Сплошные	0.4—0.5
8	*Leucocoryne*	Средний	Продолговато-эллипсоидальная	1.9	» »	Мелкосетчатая	»	0.3—0.5	»	0.1—0.2
9	*Tulbaghia*	»	Лодочковидная, продолговато-эллипсоидальная	1.5	» »	Сетчатая	»	0.3—1.0	»	0.3—0.5

10	*Tristagma*	»	Продолговато-эллипсоидальная	1.9	» »	»	»	0.5—1.2	»	0.4—0.5
11	*Bloomeria*	Крупный	Широкоэллипсоидальная	2.6	» »	»	»	0.3—1.5	Сплошные, с редкими перфорациями	0.3—0.5
12	*Triteleia*	Крупный, средний	То же	1.9	» »	»	»	0.3—2.0	То же	0.4—0.8
13	*Calliprora*	Крупный	» »	2.6	» »	Крупносетчатая	»	0.5—4.0	» »	0.8—1.0
14	*Brodiaea*	»	» »	1.9	До концов пыльцевого зерна, заходит на проксимальную сторону	То же	Неравномерное	1.0—4.0	» »	0.3—0.8
15	*Brevoortia*	»	» »	2.3	До концов пыльцевого зерна	» »	То же	0.5—5.0	» »	1.0—1.2
16	*Dichelostemma*	Средний	» »	1.9	Незначительно заходит на проксимальную сторону	» »	» »	0.5—2.5	» »	0.8—1.0
17	*Stropholirion*	Средний, крупный	» »	1.9	До концов пыльцевого зерна	» »	Равномерное	0.8—2.5	» »	0.5—0.8
18	*Bessera*	Крупный	Лодочковидная, широкоэллипсоидальная	3.4	То же	» »	»	7.0—10.0	» »	0.8—1.0
19	*Milla*	»	Широкоэллипсоидальная	3.0	» »	» »	»	0.2—2.5	» »	0.5—1.0
20	*Ancrumia*	Средний	То же	1.5	» »	Сетчатая	»	0.5—1.5	» »	0.2—0.4
21	*Miersia*	»	» »	1.5	» »	Мелкосетчатая	»	0.2—0.5	Сплошные	0.3—0.5
22	*Trichlora*	»	» »	1.9	» »	Сетчатая	»	0.5—1.0	»	0.4—0.5

(Dahlgren et al., 1982) точку зрения о родстве родов *Tulbaghia* и *Agapanthus* и помещении их в одно подсем. *Agapanthoideae*. Пыльцевые зерна родов *Agapanthus* и *Tulbaghia* различаются по размерам ячей сетки и строению поверхности экзины. У пыльцевых зерен *Agapanthus praecox* subsp. *orientalis* ячеи более крупные (1.0—2.0 мкм), неравномерно распределены по поверхности, с многочисленными перфорациями на стенках (табл. I, *1—3*), а у пыльцевых зерен *Tulbaghia alliaceae* сетка более мелкая (0.3—1.0 мкм), равномерная, стенки ячей сплошные (табл. I, *10*).

Сходство в расположении ячей на поверхности экзины (неравномерное) характерно для родов *Agapanthus*, *Brodiaea*, *Dichelostemma*, *Brevoortia* (табл. I, *2*, *3*; VI, *5*). По набору других признаков пыльцы (форме пыльцевых зерен, строению борозды и бороздной мембраны, строению стенок ячей) род *Agapanthus* значительно отличается как от родов *Brodiaea*, *Dichelostemma*, *Brevoortia*, так и от остальных родов сем. *Alliaceae*, что подтверждает обоснованность выделения его в монотипное подсем. *Agapanthoideae*.

Полученные палинологические данные по родам *Agapanthus* и *Tulbaghia* являются предварительными, так как нами изучены только 2 вида — *Agapanthus praecox* и *Tulbaghia alliaceae*, чего явно недостаточно для характеристики этих родов в целом.

Высказанное Тахтаджяном (1987) предположение о некотором сходстве сем. *Alliaceae* с *Liliaceae—Lloydieae* не подтверждается палинологическими исследованиями (Косенко, Левичев, 1988). В действительности пыльцевые зерна некоторых видов родов *Gagea* Salisb. и *Lloydia* Reichenb. (триба *Lloydieae*), так же как и пыльцевые зерна ряда родов сем. *Alliaceae*, характеризуются сходной формой, а также сетчатой, реже крупносетчатой поверхностью экзины. Однако пыльцевые зерна сравниваемых семейств значительно различаются по деталям строения сетки и борозды. У пыльцевых зерен видов трибы *Lloydieae* стенки ячей сетки всегда сложные, составленные из отдельных элементов, а у пыльцевых зерен сем. *Alliaceae* они сплошные либо с редкими перфорациями. В данном случае можно говорить о различиях в строении покрова эктэкзины: у видов сем. *Alliaceae* покров хорошо выражен, по-видимому, в отдельных случаях он сплошной, т. е. эктэкзина тектатная. Что же касается строения борозды и ее мембраны, то у пыльцевых зерен видов родов *Gagea* и *Lloydia* борозды мелкие, часто очень широкие, с рваным краем и бугорчатой мембраной, причем отдельные бугорки на мембране представляют собой ясно выраженные фрагменты эктэкзины. У пыльцевых зерен представителей сем. *Alliaceae* борозды глубокие, значительно у́же, чем у пыльцевых зерен видов трибы *Lloydieae*, и со складчатой, реже бугорчатой или гладкой мембраной. Поверхность бороздной мембраны у отдельных видов трибы *Lloydieae* незначительно отличается от остальной поверхности пыльцевого зерна. У пыльцевых зерен видов сем. *Alliaceae* борозда хорошо оформлена, глубокая, имеет четкий край; бороздная мембрана и остальная поверхность пыльцевого зерна значительно различаются по рисунку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 355 с.

Косенко В. Н. Морфология пыльцы семейств *Phormiaceae*, *Doryanthaceae*, *Blandfordiaceae* // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 1—12.

Косенко В. Н., Левичев И. Г. Морфология пыльцы родов *Gagea* и *Lloydia* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 965—976.

Куприянова Л. А. Морфология пыльцы однодольных растений // Тр. БИН им. В. Л. Комарова АН СССР. Сер. 1. 1948. Вып. 7. С. 163—262.

Куприянова Л. А., Алиев Т. А. Палинологические данные к систематике рода *Allium* L. (*Alliaceae*) J. G. Agardh // Бот. журн. 1979. Т. 64. № 9. С. 1273—1283.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Beug H. J. Leitfaden der Pollenbestimmung. Lief. 1. Jena, 1961. 63 S.
Dahlgren R. M. T., Clifford H. T. The monocotyledons: A comparative study. London—N. Y., 1982. 378 p.
Drahowzal G. Beitrage zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Pollenkörner // Österr. Bot. Ztsch. 1936. Bd 85. S. 241—269.
Erdtman G. An Introduction to pollen analysis. Uppsala, 1943. 239 p.
Ikuse M. Pollen grains of Japan. Tokyo, 1956. 279 p.
Maia L. O. Le grain de pollen dans l'identification des plantes. I. Sur la position systematique du genre *Allium* // Bull. Soc. Portug. Sci. 1941. Vol. 13. P. 135—147.
Martin P. S., Drew C. M. Additional scanning electron photomicrographs of Southwestern pollen grains // J. Arizona Acad. Sci. 1970. Vol. 6. N 2. P. 140—161.
Nair P. K. K., Sharma M. Pollen morphology of the *Liliaceae* // J. Palynol. 1965. N 1. P. 38—61.
Paster J. Estudio palynologico del genero *Allium* en la Peninsula Iberica y Baleares // Bot. Macaronesica. 1981. N 8-9. P. 189—214.
Radulescu D. Recherches morpho-palynologiques sur la familie *Liliaceae* // Acta Bot. Hort. Buc. 1972—1973. P. 133—248.
Schulze W. Beiträge zur Taxonomie der Liliifloren. V. *Alliaceae* // Wiss. Ztsch. Friedrich-Schiller Univ. Jena, Math-Nat. 1980. Bd 29. H. 4. S. 595—606.
Solomon A. M., King J. E., Martin P. S., Thomas J. Further scanning electron photomicrographs of Southwestern pollen grains // J. Arizona Acad. Sci. 1973. Vol. 8. N 2. P. 135—157.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 29 XI 1994

SUMMARY

Pollen morphology of 74 species from 22 genera of the family *Alliaceae* has been examined by light and scanning electron microscopes. Pollen grains of all species investigated are monosulcate and differ sufficiently from one another by details of the aperture and exine surface. There are several types of exine surface, macroreticulate, reticulate, microreticulate, reticulate-striate, perforate-striate, perforate. Pollen of the genus *Allium* is fairly different from all genera of the *Alliaceae* by the sulcus structure. Pollen of the representatives of the section *Allium* (subgenus *Allium*) is medium size with very long sulcus, with triangular sulcus ends on the proximal side.

УДК 582.623 : 581.452

А. А. Паутов

РОСТ ЛИСТЬЕВ У ВИДОВ РОДА *POPULUS* (*SALICACEAE*)

A. A. PAUTOV. LEAF GROWTH IN THE SPECIES OF THE GENUS *POPULUS* (*SALICACEAE*)

Сопоставлены параметры роста листа у представителей различных групп рода *Populus*. В ходе адаптации к более жестким условиям среды происходило уменьшение абсолютной скорости роста листа. При этом сокращались сроки его развития, возрастала интенсивность ростовых процессов. Изменение параметров роста листа в ходе становления ивовых связано с изменением объема закладывающегося на конусе нарастания примордия, характером дифференциации его тканей в ходе дальнейшего развития. Рассмотрены некоторые аспекты проблемы диморфизма листьев у тополей.

Одним из показателей адаптации растений к условиям среды является их способность к завершению ростовых процессов в течение вегетационного периода, что в значительной степени связано с ритмом заложения листьев на конусе нарастания, продолжительностью их развития. Установлено, что растения, перенесенные в не свойственные им условия, сохраняют особенности роста листа своего экологического типа (Василевская, 1954). Вместе с тем динамика роста в определенной мере зависит от стрессовых ситуаций. Так, во время засухи подавляется рост листьев (Алексеев, 1937). Особенно чувствителен к водному стрессу лист в фазе роста клеток растяжением, размер которых при недостатке водоснабжения уменьшается (Слейчер, 1970). Показано, что обезвоживание и перегрев приводят к нарушению сбалансированного взаимодействия фитогормонов и ингибиторов роста (Кефели, 1974; Пустовойтова, 1981). Прямо сказываются на росте листа условия минерального питания, освещения и др. (Васильев, Звонцова, 1978; Карева, 1982; Гэлстон и др., 1983, и др.).

Имеющиеся данные позволяют заключить, что параметры роста листа складывались в ходе естественного отбора и генетически детерминированы. Вместе с тем некоторые из них достаточно чувствительны к воздействию ряда факторов окружающей среды, что проявляется в более или менее значительной модификационной изменчивости.

К настоящему времени благодаря большому количеству работ (Васильев, 1965; Скворцов, Голышева, 1967; Голышева, 1968, и др.) в ботанической литературе сложились представления о строении листа у видов различных групп тополей, установлено его значительное разнообразие в роде. Особенности же роста листьев в сравнительном плане изучены недостаточно. Предлагаемая работа посвящена сопоставлению роста листьев у видов тополей, давно дивергировавших в ходе эволюции, растущих в различных эколого-географических зонах и приспособившихся к разным условиям среды. Выполнена она с целью изучения параметров роста листа в ходе становления рода *Populus* L., выявления структурных основ данных изменений.

Материал и методика

В качестве основных объектов исследования выбраны *Populus pruinosa* Schrenk, *P. trichocarpa* Torr. et Gray, *P. alba* L., а также *Idesia polycarpa* Maxim. (*Flacourtiaceae*). Привлечение материалов о росте листа *I. polycarpa* обусловлено тем,

что по мнению ряда авторов (см., например: Тахтаджян, 1987), сем. *Salicaceae* по происхождению тесно связано с сем. *Flacourtiaceae*, особенно с родами *Idesia* и *Itoa*. Сходство представителей этих семейств проявляется не только в строении древесины, морфологии пыльцевых зерен, но и в строении и морфологии листа. Общий план и отдельные детали строения пластинки листа (наличие папилл на основных клетках нижней эпидермы и многоклеточных трихом) сближают *Idesia* с рядом крупнолистных тополей (Паутов, 1993).

Объекты исследования значительно различаются по строению листа. Дадим его краткую характеристику на основе изученных нами растений. Степень проявления приведенных далее признаков (размера листа, толщины его пластинки, мелкоклеточности покровных тканей и др.) оценена по схеме из работы Б. Р. Васильева (1988).

Populus pruinosa (туранга) — типичный представитель ксероморфной линии рода из подрода *Turanga* (Bunge) Dode. Распространен в Южном Казахстане, Средней Азии, Иране и Западном Китае. Растет в пустынных районах на песках и галечниках вдоль рек, а также на участках с неглубоким уровнем грунтовых вод (Комаров, 1936; Связева, Соколов, 1977). Его листья, развивающиеся в процессе открытого роста побегов, мелкие (площадь пластинки ~20 см^2), амфистоматического типа. Покровные ткани очень мелкоклеточные (~4000 клеток на 1 мм^2 нижней эпидермы, ~3000 — на 1 мм^2 верхней). Они нередко несут опушение, хотя степень его развития очень изменчива. Листовая пластинка толстая (300 мкм), многослойная (8 слоев). Хлоренхима изолатеральная—изопалисадная. Со стороны как нижней, так и верхней эпидерм к ней примыкает 1-слойная гиподерма.

P. trichocarpa (подрод *Tacamahaca* (Spach) R. Kam.) растет по берегам рек в районах Тихоокеанского побережья Северной Америки — от Калифорнии до Аляски, поднимается на большие высоты в горы (Камелин, 1973). Его листья средних размеров (немногим более 60 см^2), амфистоматического типа: устьица сосредоточены главным образом в нижней эпидерме, в верхней эпидерме они единичны или их мало (до 25 на 1 мм^2). Покровные ткани крупноклеточные (1100 клеток на 1 мм^2 нижней эпидермы, 800 — на 1 мм^2 верхней). Мезофилл дифференцирован на хлоренхиму дорсивентрального типа и гиподерму, расположенную с абаксиальной стороны пластинки.

P. alba (подрод *Populus*) распространен в Европе, южной части Западной Сибири, в Казахстане, Средней Азии, Иране, Афганистане, Западном Китае, Гималаях и Северо-Западной Африке (Связева, Соколов, 1977). Является эдификатором пойменных лесов — белотополевников. Листья, развивающиеся в процессе открытого роста ауксибластов, средних размеров (около 35 см^2), они гипостоматического типа. Верхняя эпидерма мелкоклеточная (~2000 клеток на 1 мм^2), нижняя эпидерма очень мелкоклеточная (~7000 клеток). С нижней стороны пластинка беловойлочно опушена. Она очень тонкая (120 мкм), умеренной слойности (6 слоев). Хлоренхима дорсивентрального типа, гиподерма отсутствует.

Idesia polycarpa — эндемик Восточной Азии. Произрастает в лесах Южной Японии, Центрального Китая и Корейского п-ова (Иванина, 1981). Листья идезии средних размеров (более 90 см^2), гипостоматического типа. Верхняя эпидерма состоит из клеток средних размеров (1200 клеток на 1 мм^2), нижняя эпидерма мелкоклеточная (2600 клеток). Пластинка листа тонкая (160 мкм), умеренной слойности (6 слоев).

Для оценки взаимосвязей признаков строения листа (размера листа, величины основных клеток эпидермы, числа генерации клеток), сопряженных с параметрами роста, у 44 видов рода рассчитаны коэффициенты парных корреляций Бравэ—Пирсона (r). Их список и методика измерений приведены в предыдущей работе (Паутов, 1994). Достоверными при $p < 0.01$ являются коэффициенты $|r|$: в подроде *Turanga* — ≥ 0.41, *Tacamahaca* — ≥ 0.23, *Aegeiros* и *Populus* — ≥ 0.31, в роде *Populus* в целом — ≥ 0.15.

Некоторые параметры роста листа у изученных видов

Виды	V_{max}	V'_{max}	T
Idesia polycarpa	9.9 ± 0.4	4.1 ± 0.1	17.0 ± 0.4
Populus trichocarpa	6.9 ± 0.4	4.4 ± 0.1	14.8± 0.6
P. alba	6.0 ± 0.4	5.2 ± 0.2	12.6 ± 0.4
P. pruinosa	2.4 ± 0.4	5.3 ± 0.1	12.6 ± 0.4

Примечание. V_{max} — максимальная абсолютная скорость роста листа, мм/сут; V'_{max} — максимальная удельная скорость роста листа, % от окончательного размера/сут; T — продолжительность основной фазы роста, сут.

Параметры роста листа в длину вычислены по методике, разработанной Б. Р. Васильевым с соавт. (1973), согласно которой рост листьев подчиняется ходу S-образных (сигмоидных) кривых: вначале он идет медленно, потом переходит в фазу максимальной скорости (основной фазы роста, когда вырастает бóльшая часть листа), а затем начинает замедляться и, наконец, останавливается. Такой рост может быть описан с помощью целого класса функций (Савинов и др., 1977), чаще логистической или Гомперца. В первом случае лист вступает в фазу максимальной скорости роста, имея приблизительно 21 % от своего окончательного размера, а выходит из нее по достижении 79 %, во втором — 7 и 68 % соответственно. Таким образом, в фазе максимальной скорости вырастает ~60 % длины листа. Изучению этой фазы и было уделено основное внимание в данной работе. Анализ S-образных кривых позволил рассчитать продолжительность основной фазы роста (в сутках), максимальные абсолютную (в мм/сут) и удельную его скорости. По удельной скорости определяется интенсивность ростовых процессов и оценивается максимальный прирост листа за сутки в процентах от его окончательного размера.

По данным Б. Р. Васильева и Н. А. Звонцовой (1978), изменение параметров роста листа в стрессовых ситуациях не выходит за границы внутривидовой изменчивости, наблюдаемой в естественных условиях. При этом отмечена тенденция к выравниванию абсолютных значений скорости роста всех листьев побега, свидетельствующая об их приближении к пороговому уровню. Этот факт имеет, на наш взгляд, важное методическое значение, поскольку дает основание для оценки (хотя и неполной) видоспецифических параметров листа у растений, выросших не в естественных условиях, а при интродукции.

Строение верхушки вегетативных побегов *Populus tremula* L. и *Salix viminalis* L., а также покровов у зачатков листьев *P. ariana* Dode изучено на сканирующем электронном микроскопе. Объекты исследования обезвоживали в серии спиртов, проводили через изоамилацетат + спирт и чистый изоамилацетат. Образцы из изоамилацетата высушивали при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивали на столики, напыляли золотом и исследовали на микроскопе ISM-35.

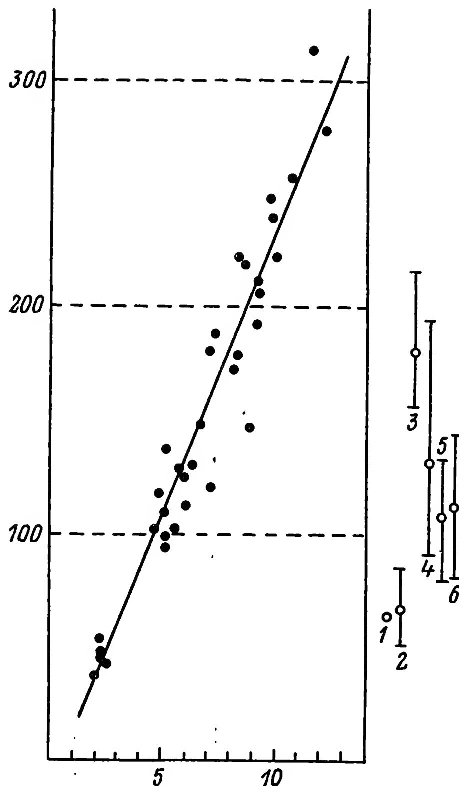
Наблюдения за ростом и фиксация материала проведены в 1983—1992 гг. в окр. г. Термеза на берегу р. Амударьи, в Новгородской и Курганской областях, ботанических садах Батуми, Душанбе, С.-Петербурга. По принятой в работе методике обработаны также кривые роста листьев *Populus trichocarpa*, приведенные в литературе (Critchfield, 1960).

Результаты и их обсуждение

Листья рассмотренных видов различаются по величине изученных параметров роста (см. таблицу). Максимальная скорость роста снижается в ряду *Idesia polycarpa—Populus trichocarpa—P. alba—P. pruinosa.* В таком же порядке сокращается и продолжительность основной фазы. Сопоставление данных видов не по абсолютной, а по удельной скорости роста показывает, что она наиболее

Рис. 1. Зависимость окончательных размеров листьев (A) от максимальной скорости их роста (V).

По оси абсцисс — V, мм/сут; по осям ординат — A, мм. На правой оси ординат указана длина листа у различных групп тополей. Подроды: *1* — *Tsavo*, *2* — *Turanga*, *5* — *Aegeiros*, *6* — *Populus*; секции: *3* — *Leucoides*, *4* — *Tacamahaca*.



высока у *P. pruinosa* и *P. alba*, а низка у *Idesia polycarpa* (см. таблицу). Листья туранги, кроме того, вступают в фазу максимальной скорости роста, имея меньшие общие размеры по сравнению с другими изученными тополями; длина зачатка у нее в этот момент ~13 мм. Наиболее же велик зачаток у *Populus trichocarpa* — >30 мм.

По мнению W. Whaley с соавт. (1950), между окончательными размерами растения или его органов и скоростью их роста может существовать прямая связь. Как полагает Э. Синнот (1963), данное правило более справедливо для структур с неограниченным ростом. В других случаях, например у плодов, подобная зависимость может и не прослеживаться (Sinnot, 1945). Она, однако, была отмечена для листьев (Anderson, 1955; Паутов, 1992). Так, коэффициент корреляции между максимальной скоростью роста черешка и его окончательной длиной находится на уровне 0.9. Обнаружена линейная зависимость между данными показателями и в ходе изучения развития листьев модельных растений (рис. 1). Ее наличие имеет важное методическое значение, поскольку дает основание для оценки скорости роста по величине сформированного листа. В роде *Populus*, например, длина этого органа побега колеблется от <1 см у мелколистной формы *P. tremula* L. до 45 см у *P. lasiocarpa* Oliv. (Flora..., 1984). Соответственно величина максимального суточного прироста у них будет меняться от <1 до >18 мм/сут.

Данный подход позволяет сопоставить между собой и различные группы рода. С этой целью на правой оси ординат рисунка приведена на основе изученных образцов (Паутов, 1994) средняя длина листа в подродах *Tsavo* (Jarm.) R. Kam., *Turanga*, *Aegeiros* (Duby) R. Kam., *Populus* и секциях *Leucoides* Spach., *Tacamahaca* Spach. В каждой из групп указаны виды с максимальными и минимальными значениями этого признака. В схеме лишь приблизительно отражена реальная картина, поскольку размеры листьев меняются в зависимости от типа побега, их положения на нем. Тем не менее она позволяет выделить три группы видов. Наиболее низкая (<4.0 мм/сут) скорость роста наблюдается у пустынных и падуболистного тополей, высокая (>6.5 мм/сут) — у крупнолистных и ряда бальзамических (*P. candicans* Ait., *P. trichocarpa*, *P. szechuanica* Schneid.). Остальные бальзамические тополя, а также черные, белые тополя и осины занимают промежуточное положение.

Учитывая эти данные, а также результаты вычисления параметров роста у модельных видов, можно заключить, что в ходе адаптации к менее благоприятным для вегетации условиям у тополей происходило уменьшение абсолютной скорости роста листа, но зато увеличивалась интенсивность ростовых процессов,

сокращалась их продолжительность. В наибольшей степени это выражено у представителей ксероморфной линии рода (подроды *Tsavo* и *Turanga*), что согласуется с работой В. К. Василевской (1954), наблюдавшей более медленный и непродолжительный рост листа у ксерофитов по сравнению с мезофитами. У тополей ксероморфной линии фаза максимальной скорости роста наступает при меньших размерах листовых зачатков. Такой ритм развития типичен и для ряда видов, имеющих в норме средние размеры листа, если эти виды развиваются в более суровых условиях. Возникновение мелколистных форм отмечено, в частности, у *P. tremula* в высокогорье (Гроссгейм, 1940). Наблюдались они нами у данного вида и на островах Белого моря, где на растениях развивались очень мелкие (нанофиллы) и мелкие (микрофиллы) листья (по классификации C. Raunkiaer, 1934).

Поскольку между динамикой роста листа и его окончательной величиной существует тесная связь, остановимся на факторах, определяющих последнюю. Размер органа зависит в конечном счете от числа и величины слагающих его клеток. В пределах рода *Populus*, например, коэффициенты корреляции между площадью пластинки, с одной стороны, и числом генераций клеток в эпидерме и их размером — с другой составляют соответственно 0.6 и 0.5. В отдельных группах тополей, однако, уровень и направление связи между этими признаками неодинаковы. У бальзамических тополей увеличение пластинки связано с ростом числа антиклинальных делений клеток ($r = 0.7$) и увеличением их размера ($r = 0.7$). У пустынных, черных, белых тополей и осин размер листа определяется числом клеток (коэффициенты корреляции составляют соответственно 0.8, 0.9, 0.8). Крупный лист оказывается более мелкоклеточным. Тип структуры листа тесно связан с зональными показателями климата (Васильев, 1988). При идиоадаптации температурным фактором обусловливаются размеры клеток, влажностью климата — число их антиклинальных делений. На основании этого можно предположить, что названные климатические факторы значительно влияли на параметры роста листа в ходе становления рода, однако в разных группах рода это влияние было неодинаковым.

Различия в размерах органа обусловлены отклонениями, возникающими в ходе его морфогенеза, в том числе на самых ранних стадиях развития (Шмальгаузен, 1946). В этом плане показательны данные о меньшем объеме конуса нарастания и зачатка у микрофилльных растений по сравнению с мезофилльными (Reeve, 1948; Василевская, Кондратьева-Мельвиль, 1958). От количества клеток в зачатке зависит не только размер листа, но и величина его прироста за единицу времени. Чем больше клеток, тем быстрее при прочих равных условиях будет нарастать клеточная масса после каждого деления. Имеющиеся материалы свидетельствуют о том, что одно из направлений преобразования динамики роста листа в ходе становления ивовых обусловлено изменением величины формирующегося на конусе нарастания примордия. Это было подтверждено при сопоставлении заложения листьев у ив и тополей (рис. 2).

У *Salix viminalis* (рис. 2, *1*, *2*), например, конус нарастания окружают более мелкие зачатки листьев по сравнению с *Populus tremula* (*3*, *4*). Так, высота примордия ко времени появления следующего за ним на конусе нарастания составляет в первом случае около 60, во втором — ~200 мкм. Виды различаются также по степени дифференциации зачатков листьев. Если у ивы они представлены небольшими бугорками, то у осины уже идет формирование прилистников (рис. 2, *4*). Разными оказались и размеры закончивших рост листьев у модельных растений. Площадь пластинки ивы прутовидной составила <10 см^2, осины — >20 см^2.

По мнению W. Hagemann (1960), величиной примордия к началу заложения следующего за ним на побеге примордия характеризуется отношение между скоростью восстановления апикальной меристемы и ростом листа. Тополям в целом по сравнению с ивами свойственны тенденции к снижению активности листообразовательной деятельности конуса нарастания, уменьшению числа ме-

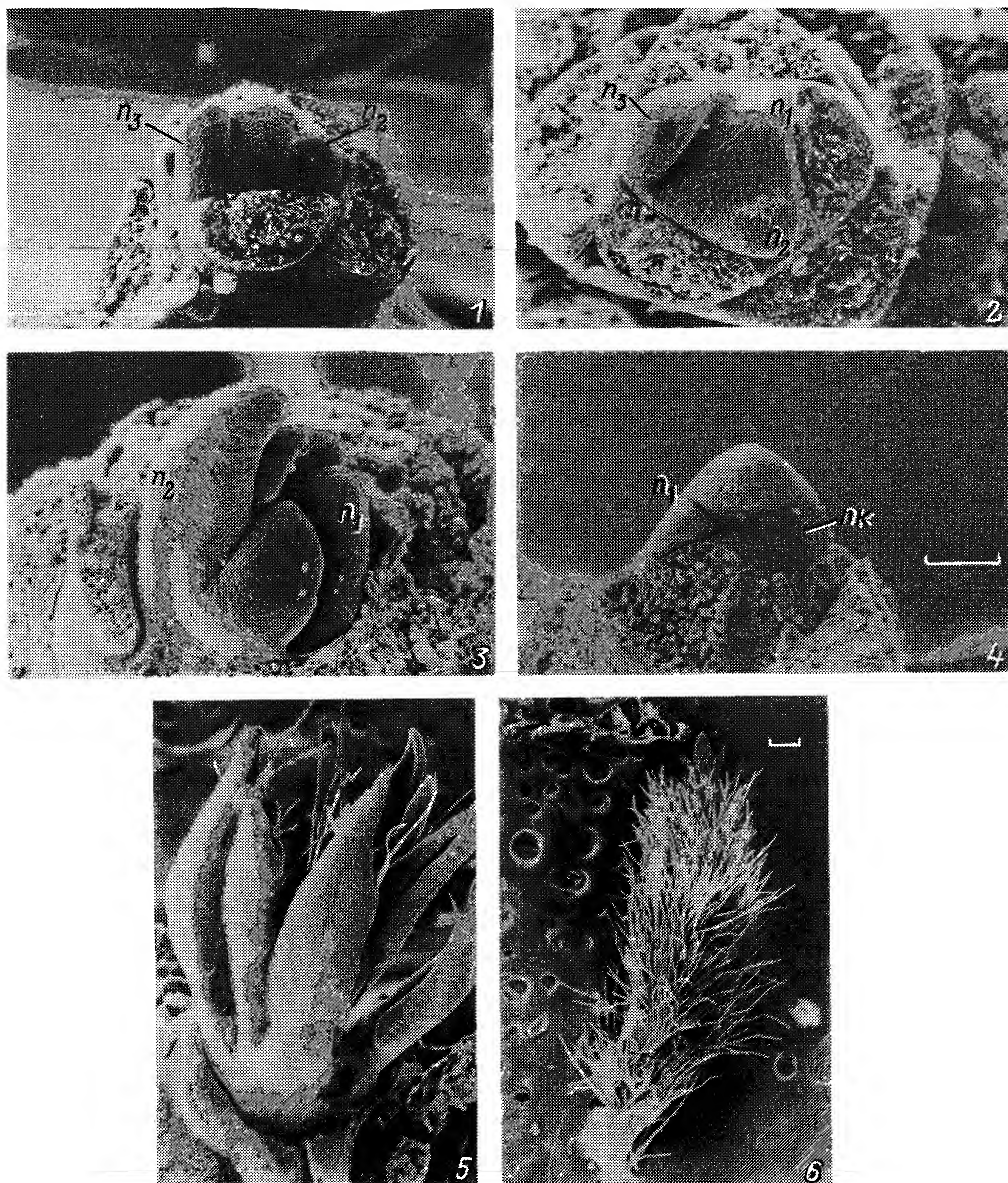


Рис. 2. Строение верхушки побега некоторых ивовых.

1, 2 — *Salix viminalis*; *3, 4* — *Populus tremula*; *5, 6* — *P. ariana*: зачатки листьев удлиненного (*5*) и укороченного (*6*) побегов. Масштабная линейка — 100 мкм. n_1, n_2, n_3 — очередные примордии на конусе нарастания начиная с последнего из заложившихся, *пк* — прилистник.

тамеров на побеге, формированию более широких и крупных листьев. Хотя как у тополей, так и у ив встречается листорасположение, описываемое дробями 2/5 и 3/8, увеличение числа листьев в листовом цикле более свойственно представителям рода *Salix*. Это согласуется с данными Н. В. Шиловой (1988) о существовании связи между размером листьев и их числом в листовом цикле, отражающей определенные соотношения объемов конуса нарастания и появляющихся на нем листовых примордиев.

У пустынных тополей, и прежде всего у представителей ряда *Euphraticae* (Dode) Kom., перечисленные выше признаки по сути дела носят промежуточный характер. Евфратские тополя характеризуются значительным внутрикроновым разнообразием листьев (Паутов, 1994). Листья их укороченных побегов имеют округлую пластинку (отношение длины к ширине <1.0) и хорошо развитый черешок, длина которого составляет ~80 % от длины пластинки. В таком черешке хорошо развиты опорные ткани, он быстро растет. В результате пластинки листьев, заложившихся в почке, быстро появляются весной из-под почечных покровов. Это особенно существенно в случае слабого растяжения междоузлий укороченных побегов. Данное явление свойственно и другим видам тополей. Оно позволяет говорить о наличии компенсаторной корреляции в развитии черешка и междоузлия у формирующегося метамера (Паутов, 1992).

Листья удлиненных побегов евфратских тополей иной формы. Они линейные и по форме напоминают листья ряда ив. Черешок у них короткий (<10 мм) и составляет приблизительно 7 % от длины пластинки. Эти листья отличаются от листьев укороченных побегов сниженным числом антиклинальных делений клеток в тканях пластинки, уменьшенной ее площадью. Коэффициент корреляции между нею и шириной пластинки составляет у пустынных тополей 0.84: чем шире пластинка, тем она крупнее. Листья же ауксибластов у видов ряда *Euphraticae* в 5—14 раз у́же листьев укороченных побегов. Уменьшение размеров листьев может сопровождаться увеличением их числа на побеге до 30—40. Вследствие подобного диморфизма побегов происходит, с одной стороны, интенсификация формирования скелетной системы растения за счет образования мощных удлиненных побегов с большим числом метамеров, несущих мелкие листья, с другой — ускорение появления более крупных листьев из почек укороченных побегов из-за быстрого роста их черешков.

Параметры роста листа связаны не только с особенностями его заложения, но и с характером дифференциации тканей листового зачатка. Так, Шилова (1988) отмечает прямую связь между сроками прекращения апикального и маргинального роста зачатка и размерами сформированного листа. Влияют на характеристики его развития, вероятно, и специфические черты поверхностного роста пластинки.

Ряду тополей свойственно образование на их листьях обильного, вплоть до войлочного опушения. Число волосков на 1 мм^2 нижней эпидермы *Populus alba* может достигать, например, почти 3000. Вопрос об их функциональном значении неоднократно обсуждался в литературе (Haberlandt, 1924; Мирославов, 1965, 1974; Pearman, 1966; Wuenscher, 1970; Крамер, Козловский, 1983, и др.). Скорее всего данная структура полифункциональна и ее роль у разных видов, в разных условиях и на разных этапах морфогенеза неодинакова.

Волоски возникают у тополей (в частности, у белых) очень рано на только начинающей формироваться пластинке листового зачатка (Паутов, 1988). Ранняя дифференциация приводит к тому, что эти клетки перестают делиться, происходит изменение направления их роста (клетки растягиваются не в плоскости пластинки, а перпендикулярно ей). Анализ системы корреляций признаков у представителей подродов *Populus* и *Turanga* показал, кроме того, что увеличение индекса опушения (доли волосков от общего числа клеток эпидермы) сопровождается увеличением мелкоклеточности ткани. Коэффициенты корреляции между данными признаками в названных подродах составляют соответственно 0.54 и 0.65. Наличие корреляции между двумя признаками не обязательно означает существование причинно-следственной связи в их развитии, поскольку она может осуществляться не прямо, а через посредство третьего признака или даже нескольких признаков (Шмидт, 1979). Тем не менее приведенные данные позволяют, на наш взгляд, рассматривать отношение между опушением и величиной основных клеток эпидермы как компенсаторную корреляцию, когда недоразвитие одних элементов (в данном случае основных кле-

ток эпидермы) сопровождается чрезмерным развитием других (волосков). Эти факты дают основание считать, что опушение оказывает влияние на параметры роста листа. С таким предположением согласуется и наличие связи между окончательными размерами пластинки листа, а значит, и характером ее роста, с одной стороны, и удельным весом в ее покровных тканях волосков — с другой. Коэффициент корреляции между площадью пластинки у листьев белых тополей, закладывающихся вне зимующей почки, и индексом их опушения составляет 0.57: чем больше клеток эпидермы дифференцируется в волоски, тем меньше величина пластинки.

Опушение нередко формируется только на определенных этапах развития листа, например у листовых зачатков, находящихся в почке и приостанавливающих рост на несколько зимних месяцев. При этом листья с одного дерева, различающиеся во взрослом состоянии по размеру и форме пластинки, по числу и величине слагающих их клеток и не несущие опушения, могут различаться по последнему признаку в начале своего развития. Так, зачатки листьев из почек удлиненных побегов *P. ariana* Dode (ряд *Euphraticae*), сходные во взрослом состоянии с листьями ив, не несут опушения (рис. 2, *5*). Волоски у них возникают лишь по краю пластинки, что можно расценить, *если принимать концепцию краевой меристемы*, как прекращение ее деятельности. Внутрипочечные листья укороченных побегов этого растения, напротив, опушены, т. е. характеризуются ранним выведением части клеток из пластинчатой меристемы и более слабым ростом основных клеток эпидермы (рис. 2, *6*).

Как было показано выше, основная фаза роста листа у тополей достаточно быстротечна (см. таблицу). Общая же продолжительность роста, наоборот, велика. У *P. alba*, например, она составляет в условиях Ленинградской обл. около 100 сут. Бóльшая часть его листьев закладывается в зимующих почках в предыдущий вегетационный период. Их рост возобновляется весной, в конце марта—первой половине апреля, и завершается только в конце мая—начале июня. В целом на долю внутрипочечного развития (от момента заложения на конусе нарастания до полного освобождения из-под почечных покровов) может приходиться более 2/3 всего времени роста листа. Более быстрое завершение развития листвы у растения в начале вегетационного периода в данном случае, вероятно, не было связано в ходе эволюции со значительным изменением общей продолжительности роста отдельного листа. Оно осуществлялось за счет увеличения в кроне количества укороченных побегов, столь характерных, как это отмечал еще L. Dode (1905), для тополей. Их листья закладываются в почке, где и протекают наиболее растянутые ранние этапы роста. Такой путь приспособления к сокращению вегетационного периода, вероятно, не сопровождался столь значительным изменением процессов морфогенеза, как в случае существенного преобразования параметров роста листа, связанного с изменением его строения. Последнее к тому же не всегда оправдано, поскольку строение листа нередко достаточно адаптивно к широкому диапазону условий и может встречаться у представителей разных эколого-географических зон. Так, *P. nigra* L., имеющий не свойственное растениям листопадного леса умеренной зоны изолатеральное строение хлоренхимы и амфистоматический тип листа, доходит до Северной Двины. Некоторые белые тополя, хотя и обладают мезоморфным строением листа (тонкой пластинкой, дорсивентральной хлоренхимой с небольшим числом слоев клеток, гипостоматическим типом), обитают в условиях аридного климата и являются, по мнению А. Е. Васильева (1965), типичными термофитами.

Заключение

Тополя характеризуются продолжительным ростом листа. Наиболее растянуты ранние его этапы, однако у значительной части листьев крон многих представителей рода они протекают в зимующей почке.

Виды тополей различаются по параметрам основной фазы роста листа, протекающей вне почки, когда вырастает бóльшая его часть. Суточный прирост ниже у представителей подродов *Tsavo* и *Turanga* (скорость роста <4.0 мм/сут), выше — у видов секции *Leucoides* и ряда тополей секции *Tacamahaca* (>6.5 мм/сут). Остальные виды рода занимают промежуточное положение. В процессе адаптации к менее благоприятным для вегетации условиям наблюдается уменьшение абсолютной скорости роста листа. При этом листовой зачаток раньше вступает в фазу максимальной скорости роста, сокращается ее продолжительность, возрастает интенсивность ростовых процессов. Данное направление структурных преобразований приводит к возникновению более мелколистных форм.

Изменение параметров роста листа в ходе эволюции ивовых связано с изменением величины закладывающегося на конусе нарастания примордия, продолжительности сохранения его клетками меристематической активности и их способности к растяжению.

У ряда тополей выработался диморфизм годичных побегов, приводящий к интенсификации формирования скелетной системы дерева, ускорению распускания листвы в начале вегетации.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (93-04-20369).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев А. М. Физиологические основы влияния засухи на растения. Казань, 1937. 264 с. (Уч. зап. Казанск. ун-та им. В. И. Ульянова (Ленина). Т. 97. Кн. 5/6. Вып. 4).

Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 183 с.

Василевская В. К., Кондратьева-Мельвиль Е. А. О некоторых вопросах строения верхушки вегетативного побега // Проблемы ботаники. М.—Л., 1958. Вып. III. С. 288—298.

Васильев А. Е. Ксероморфные признаки в роде *Populus* L. // Проблемы современной ботаники. М.—Л., 1965. Т. 2. С. 69—74.

Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 206 с.

Васильев Б. Р., Звонцова Н. А. Развитие листа *Nicotiana rustica* L. при дефиците азота // Вопросы экологической анатомии и физиологии растений. Л., 1978. С. 22—37.

Васильев Б. Р., Звонцова Н. А., Савинов И. П., Шмидт В. М. Методика ботанических исследований // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 9. С. 1294—1301.

Голышева М. Д. Анатомическое строение и гистогенез листа в семействе ивовых (*Salicaceae* Mirbel): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1968. 15 с.

Гроссгейм А. А. К систематике древесных пород Кавказа. 3. О некоторых кавказских тополях (*Populus*) // Изв. Азерб. филиала АН СССР. 1940. № 6. С. 65—67.

Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М., 1983. 549 с.

Иванина Л. И. Семейство флакуртиевые (*Flacourtiaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5(2). С. 33—35.

Камелин Р. В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л., 1973. 354 с.

Карева Е. П. Формирование структуры вегетативных органов побега некоторых травянистых растений при дефиците азота в питании: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 19 с.

Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М., 1974. 253 с.

Комаров В. Л. Род Тополь (*Populus* L.) // Флора СССР. М.—Л., 1936. Т. 5. С. 216—242.

Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 462 с.

Мирославов Е. А. О структурных механизмах регулирования водного режима у ксерофитов // Проблемы современной ботаники. М.—Л., 1965. Т. 2. С. 85—88.

Мирославов Е. А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., 1974. 100 с.

Паутов А. А. Некоторые вопросы филогении белых тополей // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1988. № 3. С. 44—49.

Паутов А. А. Строение и рост черешка у метамеров годичных побегов *Populus alba* L. (*Salicaceae*) с удлиненными и укороченными междоузлиями // Вестн. СПбГУ. Сер. биол. 1992. № 10. С. 105—106.

Паутов А. А. Положение секции *Leucoides* Spach. в системе рода *Populus* L. // Актуальные проблемы ботаники и экологии. Киев, 1993. С. 91.

Паутов А. А. Изменчивость строения листа у представителей рода *Populus* (*Salicaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 7. С. 27—36.

Пустовойтова Т. Н. Стрессовые воздействия и изменение уровня регуляторов роста растений // Рост растений и дифференцировка. М., 1981. С. 225—244.

Савинов И. П., Васильев Б. Р., Шмидт В. М. Об одном классе кривых роста растений // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38. № 3. С. 432—438.

Связева О. А., Соколов С. Я. Род *Populus* L. — Тополь // Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л., 1977. Т. 1. С. 76—85.

Синнот Э. Морфогенез растений. М., 1963. 603 с.

Скворцов А. К., Голышева М. Д. О некоторых особенностях строения листа, важных для систематики и филогении рода *Salix* L. // Биол. науки. 1967. № 5(41). С. 91—97.

Слейчер Р. Водный режим растений. М., 1970. 365 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988. 212 с.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.—Л., 1946. 393 с.

Шмидт В. М. О корреляциях. 1. Сущность, онтогенетический и филогенетический аспекты явления биологических корреляций // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1979. № 3. С. 77—85.

Anderson Y. G. Seasonal development in sun and shade leaves // Ecology. 1955. Vol. 36. N 3. P. 430—439.

Critchfield W. B. Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa* // Amer. J. Bot. 1960. Vol. 47. N 8. P. 699—711.

Dode L. A. Extraits d'une monographie inedite du genre *Populus*. Paris, 1905. 73 p.

Flora Reipublicae popularis Sinicae. Vol. 20(2) / Ed. by Wang chang, Fang Chen-fu. Pekini, 1984. 408 p.

Haberlandt G. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig, 1924. 230 S.

Hagemann W. Kritische Untersuchungen über die Organisation de Sproßscheitels dikotyler Pflanzen // Österr. Bot. Zeitschr. 1960. Bd 107. H. 3-4. S. 366—402.

Pearman G. I. The reflection of visible radiation from leaves of some Western Australian species // Austr. J. Biol. Sci. 1966. Vol. 19. N 1. P. 97—103.

Raunkiaer C. The life-forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 634 p.

Reeve R. The «tunica-corpus» concept and development of shoot apices in certain dicotyledones // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 35. N 1. P. 65—75.

Sinnot E. W. The relation of growth to size in cucurbit fruits // Amer. J. Bot. 1945. Vol. 32. N 5. P. 439—446.

Whaley W. G., Heimsch C., Rabidean G. S. The growth and morphology of two maize inbreds and their hybrid // Amer. J. Bot. 1950. Vol. 37. N 2. P. 77—84.

Wuenscher J. E. The effect of leaf hairs of *Verbascum thapsus* on leaf energy exchange // New Phytol. 1970. Vol. 69. N 1. P. 65—73.

Биологический научно-исследовательский институт СПбГУ
Санкт-Петербург

Получено 28 X 1994

SUMMARY

The parameters of leaf growth have been compared in representatives of different groups of *Populus*. The absolute leaf growth rate falls in course of adaptation to less favourable condition. However, the intensity of growth processes increases and the periods of leaf development shorten. The change in the leaf growth parameters was connected with the change of volume of primordia initiating on the shoot apex and the pattern of differentiation of their tissues during further development. Some aspects of the problem of leaf dimorphism in poplars have been considered.

УДК 581.553

В. И. Василевич

ДОМИНАНТНО-ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ ПОДХОД К ВЫДЕЛЕНИЮ РАСТИТЕЛЬНЫХ АССОЦИАЦИЙ

V. I. VASILEVICH. DOMINANT-FLORISTIC APPROACH TO THE DISTINCTION OF PLANT ASSOCIATIONS

Предлагаемый метод выделения растительных ассоциаций — это определенный компромисс между традиционными, полностью субъективными методами классификации и методами количественной классификации, которые объективны, но формальны и работают по жестко заданному алгоритму. Материалом для работы послужили 500 геоботанических описаний незаболоченных березовых лесов с территории Северо-Запада России.

На основе одного доминирующего вида или преобладания группы экологически близких видов в травяном ярусе выделяются предварительные группы описаний, затем — дифференцирующие группы видов. Гомогенность их распределения в пределах предварительных групп описаний проверяется с помощью критерия Кокрена. Если группа оказывается неоднородной, она делится на вторичные группы, которые сравниваются с помощью критерия сходства Съеренсена. Вторичные однородные группы описаний нередко соответствуют субассоциациям в системе Браун-Бланке.

В настоящее время широко распространены два основных направления в классификации растительности: одно из них — флористическое направление, или классификация по системе Браун-Бланке. Сторонники этого направления стремятся выделять растительные ассоциации, отличающиеся друг от друга по своему флористическому составу, что выражается в наличии групп характерных и дифференциальных видов. Серьезным недостатком этого направления является отсутствие сколько-нибудь объективной методики выделения единиц классификации разного ранга. Это приводит к постоянным перестройкам классификации и малой сопоставимости результатов, полученных разными авторами в разных регионах. A. Jurko (1973) попытался разработать более строгие критерии разграничения синтаксонов, но они показались фитоценологам слишком сложными и не получили широкого признания и использования.

Большим достоинством этого направления в классификации растительности является то, что виды не рассматриваются как равноценные при проведении классификации. Видам с узкой экологической амплитудой придается большой вес, а виды, случайно присутствующие в сообществах, не принимаются во внимание.

Второе направление, так называемая количественная классификация, бурно развивавшееся в 60—70-е годы, основывается на вычислениях каких-либо показателей сходства между сообществами и делении их на группы. Объективность методики этого направления в классификации значительно выше, но и она не лишена недостатков: 1) не существует объективных правил прекращения деления, конечные группы не проверяются на однородность и не устанавливается существенность различий между ними; 2) при вычислении сходства все виды совершенно равноценны и замена одного вида на экологически очень сходный так же влияет на значение индекса сходства, как и появление экологически сильно отличающегося вида. Эти недостатки существенно снижают ценность результатов, получаемых при количественной классификации.

Предлагаемая в данной статье методика классификации растительности пред-

ставляет определенный компромисс между этими двумя направлениями. Была поставлена задача сделать более объективными лишь отдельные элементы методики выделения растительных ассоциаций, в частности формирования флористически однородных групп геоботанических описаний.

Еще в 1942 г. финский геоботаник R. Tuomikoski (1942) высказал идею, что во флористически однородной растительности должны отсутствовать значимые межвидовые сопряженности. Если какая-либо территория или группа геоботанических описаний однородна, то условия среды одинаковы для всех видов во всех ее частях и все виды будут распределены независимо друг от друга. Это довольно жесткое условие, но принцип совершенно верен и учитывать его необходимо. Исходя из этого принципа, D. Goodall (1953) предложил свою методику деления совокупности площадок на однородные группы. Эта методика заключается в том, что для каждой пары видов вычисляют коэффициент сопряженности, затем выбирают вид с максимальной суммой коэффициентов и на основе наличия или отсутствия этого вида на площадке совокупность площадок делят на 2 группы. Далее вычисляют межвидовые сопряженности в пределах каждой из этих групп и процесс деления повторяют. Позднее W. Williams и J. Lambert (1959) предложили упрощенный вариант этой методики, который широко использовался в 60-х годах под названием анализа сопряженности (association analysis).

Эта методика имеет один серьезный недостаток, на который довольно быстро обратили внимание. Дело в том, что на каждом этапе деления используется только один вид. Методика строится в предположении, что в пределах флористически однородных групп площадок виды, используемые в качестве критериев деления, имеют встречаемость, равную 100 %. Но, как правило, это не так, что неизбежно вызывает ошибки в выделении таких однородных групп.

Предлагаемая методика разрабатывалась на выборке в 500 геоботанических описаний незаболоченных березовых лесов. Эти описания были получены во время работы Северо-Западной экспедиции Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН в 1976—1990 гг. на территории Ленинградской, Псковской, Новгородской и некоторых прилегающих к ним областей. Бóльшая часть этих описаний выполнена автором статьи, Т. В. Бибиковой и С. Г. Самбуком.

Березовые леса Северо-Запада весьма разнообразны, так как они развиваются на вырубках всех типов леса, за исключением лишайниковых сосняков. Кроме того, существуют и коренные заболоченные березовые леса. Все эти леса, естественно, нельзя рассматривать как один синтаксон, поэтому необходимо каким-то образом провести предварительное разделение всей совокупности геоботанических описаний на группы, а затем проверять флористическую однородность этих групп. Сходный подход был использован при разработке эвристико-статистического метода классификации растительности (Василевич, 1980; Vasilevich, 1989), но там оценка возможностей деления и объединения предварительных групп осуществлялась на основе меры сходства геоботанических описаний (евклидово расстояние), а в данном случае за основу взята флористическая однородность.

Деление совокупности описаний на предварительные группы возможно различными способами, но удобнее тот, который даст в результате синтаксоны, относительно легко распознаваемые в поле, присоединение к которым отдельных описаний может быть выполнено без особого труда и достаточно объективно. В связи с этим за основу выделения предварительных групп было взято доминирование определенного вида в травяно-кустарничковом ярусе или преобладание (высокое обилие) группы экологически близких видов.

Исходя из этого все описания незаболоченных березняков были распределены по 13 предварительным группам: 1) березняк вересковый — 6 описаний; 2) березняк черничный — 47; 3) березняк кисличный — 41; 4) березняк неморальнотравный — 54; 5) березняк щучковый — 32; 6) березняк олуговелый — 27; 7) березняк наземновейниковый — 12; 8) березняк орляковый — 65; 9) берез-

няк лесновейниковый — 57; 10) березняк костянично-ландышевый — 45; 11) березняк сложный — 53; 12) березняк атириевый — 20; 13) березняк хвощевый — 23 описания.

Осталось небольшое число описаний, которые нельзя было отнести к одной из этих групп. Они отличаются доминированием других видов, но доминирующих редко, так что самостоятельные предварительные группы по этим доминантам выделить невозможно. Вопрос об отнесении их к каким-либо синтаксонам будет решаться после того, как эти синтаксоны будут выделены.

Однородность предварительных групп описаний можно проверить при помощи межвидовых сопряженностей. При этом нужно иметь в виду, что в случае полной флористической однородности и при отсутствии значимых межвидовых сопряженностей в генеральной совокупности в выборке можно получить до 5 % сопряженностей, достоверно отличающихся от нуля при доверительном уровне 0.95. На это впервые обратил внимание Goodall (1953).

Межвидовые сопряженности были рассчитаны для нескольких предварительных групп геоботанических описаний. Хотя в каждой группе описаний встречается очень большое число видов, для всех видов вычисление межвидовых сопряженностей не целесообразно. Прежде всего нужно исключить виды с низким постоянством, так как для них сложно выявить значимые сопряженности. Виды с высоким постоянством внутри группы также малопригодны для этих целей.

Прежде чем перейти к анализу результатов применения каких-либо статистических методов, необходимо вкратце обсудить правомерность их использования. Полученные выборки описаний березовых лесов не являются репрезентативными в строгом смысле слова. В математической статистике называют репрезентативной такую выборку, в которой представлены все варианты генеральной совокупности и в тех же соотношениях. Существует несколько способов получения репрезентативной выборки — случайный, систематический, послойный отбор. Ни один из этих способов нельзя использовать в работе в условиях сильно нарушенного растительного покрова и на такой большой территории. При сборе материалов мы ставили своей задачей как можно полнее охватить разнообразие растительных сообществ в каждом районе, т. е. получить представление об амплитуде их варьирования. Большего маршрутный метод работы не позволяет получить.

Встает вопрос, можно ли использовать такие данные для вычисления межвидовой сопряженности и иных статистических показателей? Да, действительно, соотношение вариантов по числу описаний в пределах выделенных нами групп описаний может не соответствовать их соотношению по занимаемой площади в природе. Но и такая постановка вопроса о репрезентативности выборки в определенной степени условна. Можно усомниться в том, что эти соотношения очень важны для понимания того или иного синтаксона и что они достаточно стабильны, а не меняются под воздействием нарушений и естественно протекающих сукцессий. С другой стороны, вряд ли избранный нами путь получения выборки мог серьезно исказить соотношение числа описаний, где 2 вида встречаются вместе и где встречается только 1 из них. Большая часть таких видов не создает аспекта, и они не могли повлиять на выбор площадки, где было сделано геоботаническое описание.

Работа по вычислению межвидовых сопряженностей была проведена в группе березняки неморальнотравные (54 описания — далее оп.). Для вычисления сопряженностей было отобрано 19 видов. Эти виды образуют 171 сочетание по 2, и соответственно такое же количество коэффициентов сопряженности необходимо вычислить. Из этого числа 22 сопряженности оказались достоверно отличающимися от нуля при 95%-м доверительном уровне. Во флористически однородной совокупности описаний число достоверных сопряженностей не должно

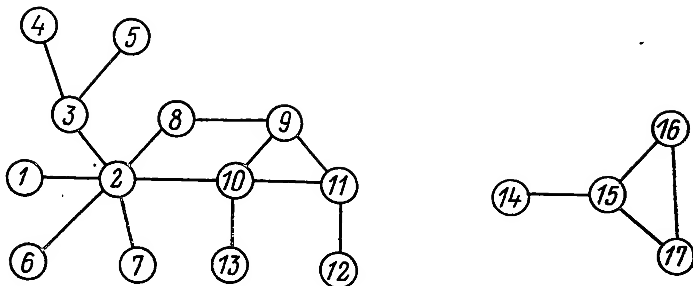


Рис. 1. Граф межвидовых сопряженностей в березняке неморальнотравном.

Сплошными линиями соединены виды, имеющие значимую положительную сопряженность. *1* — *Stellaria holostea*, *2* — *Equisetum sylvaticum*, *3* — *Athyrium filix-femina*, *4* — *Rubus idaeus*, *5* — *Anthriscus sylvestris*, *6* — *Deschampsia cespitosa*, *7* — *Angelica sylvestris*, *8* — *Trollius europaeus*, *9* — *Aconitum excelsum*, *10* — *Convallaria majalis*, *11* — *Geranium sylvaticum*, *12* — *Geum rivale*, *13* — *Cirsium heterophyllum*, *14* — *Oxalis acetosella*, *15* — *Solidago virgaurea*, *16* — *Fragaria vesca*, *17* — *Veronica chamaedrys*.

превышать 5 %, т. е. 8.5. Неоднородность данной совокупности площадок уже этим доказана.

Виды были разделены на следующие группы (рис. 1): 1) *Equisetum sylvaticum, Convallaria majalis, Geranium sylvaticum, Geum rivale, Trollius europaeus, Cirsium heterophyllum, Athyrium filix-femina, Angelica sylvestris, Rubus idaeus, Anthriscus sylvestris, Deschampsia cespitosa, Aconitum excelsium, Stellaria holostea;* 2) *Oxalis acetosella, Solidago virgaurea, Fragaria vesca, Veronica chamaedrys.* 2 вида (*Milium effusum* и *Aegopodium podagraria*) не имели положительных сопряженностей с другими видами и не были включены в группы.

После установления флористической неоднородности группы описаний ее необходимо поделить каким-то путем на однородные группы. Использовать для этого один какой-то вид мы не будем, так как этот метод деления часто дает неудовлетворительные результаты. Был использован иной метод: подсчитывалось число видов каждой из этих 2 групп в каждом описании. Можно предположить, что большое число видов одной группы в описании будет соответствовать малому числу видов другой, и наоборот. Тогда по представленности групп видов в описаниях можно разделить на группы описания. Но оказалось, что в данном случае группы видов не исключают одна другую; имеются описания, в которых много видов и той и другой групп, а также и такие, в которых обе группы видов представлены плохо. Объясняется это тем, что эти группы видов распределены независимо друг от друга, между видами разных групп нет отрицательных сопряженностей, а максимальное значение положительной сопряженности в пределах группы равно всего 0.51 (коэффициент Пирсона между *Aconitum excelsum* и *Trollius europaeus*).

Выделенные по сопряженности группы видов экологически довольно определенны: 1) виды более влажных, чем в среднем в неморальнотравных березняках, местообитаний; 2) виды более разреженных светлых березняков, но этому противоречит положение *Convallaria majalis* и *Stellaria holostea* в 1-й группе, а *Oxalis acetosella* — во 2-й. Такое распределение видов по группам может быть следствием выборочного варьирования коэффициентов сопряженностей. По другой выборке из той же совокупности можно получить несколько иные значимые сопряженности.

Метод межвидовых сопряженностей оказался не вполне удобным для этих целей, к тому же его можно использовать только для достаточно больших групп описаний (лучше не менее 100).

Предпринимались попытки оценить степень сопряженности видов в целом, не вычисляя парные сопряженности (Pielou, 1972; Schluter, 1984). Наличие

межвидовых сопряженностей должно приводить к изменению дисперсии числа видов на площадке. Положительные сопряженности увеличивают эту дисперсию, а отрицательные ее снижают. Полученное значение дисперсии можно сравнить с ожидаемым при условии независимого распределения видов и оценить степень сопряженности видового состава в целом. Но, как правило, положительные сопряженности в какой-то мере уравновешиваются отрицательными, может существовать несколько групп положительно сопряженных между собой видов, а виды разных групп связаны отрицательной сопряженностью. В итоге распределение числа видов может не отличаться от того, какое было бы при отсутствии сопряженностей, а считать однородной такую группу площадок все же нельзя. Этот метод не получил распространения в фитоценологии, хотя Schluter предложил весьма простой алгоритм вычислений.

Для того чтобы таким путем получить более или менее объективные данные о флористической однородности исследуемой группы площадок, необходимо работать не со всем видовым составом, а с определенными группами видов, в пределах которых можно ожидать положительные сопряженности и соответственно неравномерное распределение по данной группе площадок. Для проверки того, равномерно ли распределены виды этой группы в изучаемой группе геоботанических описаний, был использован критерий Кокрена (Кенделл, Стьюарт, 1973; Браунли, 1977). Он вычисляется по формуле

$$Q = \frac{c(c-1)\sum_{j=1}^{c}(T_j - \bar{T})^2}{c\sum_{i=1}^{r} u_i - \sum_{i=1}^{r} u_i^2},$$

где u_i — число описаний, в которых встречен i-й вид, T_j — число видов данной группы, встреченных в j-м описании, c — число описаний, r — число видов. Q распределено как χ^2 с числом степеней свободы $(c-1)$. Этот коэффициент был использован ранее при классификации сероольшатников (Василевич, 1985).

Эта методика в отличие от обычного вычисления межвидовых сопряженностей учитывает не только парные сопряженности, но и сопряженности более высокого порядка, т. е. множественные сопряженности между 3 видами и более, а также частные сопряженности. Насколько это обстоятельство серьезно, сказать трудно, так как этот вопрос геоботаниками не исследовался.

Анализируемая фитоценотическая таблица может быть разделена на группы описаний по достаточно четкому признаку, например по преобладанию в травяном ярусе одного определенного вида. Эта ситуация возникает, когда фитоценотическая таблица в целом выделена по преобладанию какой-то группы видов. Эти группы описаний могут быть сформированы сразу. В этом случае необходимо подсчитать постоянство видов по всем группам описаний и выделить группы видов, имеющих более высокое постоянство в каждой группе описаний, затем с помощью коэффициента Кокрена проанализировать равномерность распределения этих групп видов в каждой группе описаний и в фитоценотической таблице в целом.

По преобладающему виду травяного яруса неморальнотравные березняки были разделены на 4 группы: 1) Aegopodium podagraria, 2) Stellaria holostea, 3) Galeobdolon luteum и Pulmonaria obscura, 4) Aconitum excelsum. Оставлены вне этого анализа 2 небольшие группы описаний — Carex pilosa (2 оп.) и Mercurialis perennis (4 оп.).

Подсчитав постоянство всех видов в этих 4 группах описаний, мы сформировали группы дифференциальных видов на основе того, в какой группе описаний вид имеет максимальное постоянство. В группе Aegopodium podagraria такую группу видов выделить не удалось, так как не нашлось ни одного вида,

ТАБЛИЦА 1

Постоянство видов, %, дифференциальных групп в березняке неморальнотравном

Группы описаний	1	2	3	4
Число описаний в группе	20	10	10	8
Группа *Stellaria holostea*				
Potentilla erecta	10	50	30	0
Viola canina	20	50	20	12
Pleurozium schreberi	5	50	30	25
Orthilia secunda	35	40	10	0
Pyrola minor	15	40	0	0
Melampyrum pratense	15	40	0	0
Группа *Galeobdolon luteum*				
Hepatica nobilis	15	10	40	0
Ranunculus cassubicus	15	0	40	25
Rubus idaeus	35	20	50	38
Melica nutans	55	50	80	50
Paris quadrifolia	50	50	80	62
Lysimachia vulgaris	20	20	50	0
Filipendula ulmaria	20	10	40	20
Urtica dioica	20	20	40	12
Группа *Aconitum excelsum*				
Athyrium filix-femina	40	20	50	75
Lathyrus vernus	35	10	20	75
Pyrola rotundifolia	40	30	40	75
Milium effusum	35	20	0	50
Anthriscus sylvestris	35	10	10	50
Mnium cuspidatum	35	20	10	50
Rhodobryum roseum	35	0	40	75

Примечание. Группы описаний: 1 — Aegopodium podagraria, 2 — Stellaria holostea, 3 — Galeobdolon luteum и Pulmonaria obscura, 4 — Aconitum excelsum.

который имел бы большее постоянство в данной группе по сравнению с остальными. Группы дифференциальных видов для 3 остальных групп описаний приведены в табл. 1.

Сравнивать постоянство отдельных видов в этих 4 группах описаний не имеет смысла, так как число описаний в них невелико и ошибки при таком объеме выборок весьма значительны. Таким путем можно найти достоверные различия только в случае очень больших разниц в постоянстве. Критерий Кокрена позволяет работать сразу с группой видов.

1-я группа видов, которая свойственна геоботаническим описаниям с высоким обилием *Stellaria holostea*, дает значение критерия Кокрена, превышающее граничное, при уровне значимости 95 %, когда все 4 группы описаний рассматриваются вместе. Это свидетельствует о том, что виды этой группы распределены неравномерно по всей совокупности описаний. В то же время каждая из 4 групп описаний оказалась однородной по этой группе видов. Объединив 1-ю и 2-ю группы описаний, получаем также однородную по этим видам группу. Результаты проведенных вычислений свидетельствуют о том, что группы описаний с преобладанием в травяном ярусе *Aegopodium podagraria* и *Stellaria holostea* отличаются более высоким постоянством видов этой группы (но не

каждого из них). Эколого-фитоценотическое положение этой группы видов достаточно определенно; это все обычные бореальные виды, свойственные тем коренным ельникам, на месте которых возникли данные березняки.

2-я группа видов, дифференцирующая группу описаний с доминированием *Galeobdolon luteum* или *Pulmonaria obscura*, также неоднородна по 4 группам описаний; 3 из них однородны по этой группе видов, а 4-я (Aconitum excelsum) имеет $\chi^2 = 16.65$, что несколько превышает граничное значение (15.51). Одно из описаний группы Aconitum excelsum отличается тем, что в нем встречается 6 из 8 видов дифференциальной группы Galeobdolon luteum, тогда как в остальных число видов этой группы не превышает 3. Это описание следовало бы убрать из группы Aconitum excelsum, но выделять одно описание в особую группу не имеет смысла. В действительности это описание занимает промежуточное положение между 3-й и 4-й группами, а мы не ставили своей задачей выделение каких-то синтаксонов с точностью до одного описания.

Эта группа видов отделяет группу описаний Galeobdolon luteum от всех остальных. В нее входят как неморальные виды (*Hepatica nobilis, Ranunculus cassubicus, Paris quadrifolia*), так и виды более влажных лесов (*Lysimachia vulgaris, Filipendula ulmaria*). Достаточно постоянны в ней нитрофильные виды (*Rubus idaeus, Urtica dioica*). Состав этой группы видов явно свидетельствует о более влажных и богатых почвах, чем в группах описаний Aegopodium podagraria и Stellaria holostea.

Таким же путем мы приходим к выводу, что 3-я группа видов имеет более высокое постоянство в 1-й и 4-й группах описаний. В результате каждая из 4 групп описаний имеет свою комбинацию групп дифференциальных видов (табл. 1): 1-я группа описаний — 1-ю и 3-ю, 2-я — только 1-ю, а 3-я и 4-я — 2-ю и 3-ю соответственно.

В некоторых случаях первичные группы описаний (фитоценотические таблицы) было невозможно разделить на подчиненные группы по доминирующим или просто обильным видам травяно-кустарничкового яруса. В такой ситуации из общего списка видов в данной таблице отбирали одну или несколько групп видов, сходных экологически и имеющих постоянство от 20 до 70 %. Эти группы видов затем использовались для выяснения возможностей деления таблицы на флористически однородные группы геоботанических описаний.

Примером может служить фитоценотическая таблица березняков хвощевых, куда были включены описания, где в травяном ярусе наиболее обильным видом является *Equisetum sylvaticum* (16 оп.). Были выделены 2 дифференциальные группы видов: 1-я группа характеризует условия более высокого увлажнения почв (*Lysimachia vulgaris, Viola palustris, V. epipsila, Geum rivale, Calamagrostis canescens, Crepis paludosa, Comarum palustre, Galium palustre, Filipendula ulmaria*), 2-я группа включает в себя виды гораздо более сухих по сравнению с 1-й группой местообитаний (*Calamagrostis arundinacea, Stellaria nemorum, Potentilla erecta, Hieracium umbellatum, Melampyrum pratense, Agrostis tenuis, Hypericum tetrapterum, Fragaria vesca, Galium mollugo, Melampyrum nemorosum, Rubus saxatilis*). По обеим этим группам видов березняки хвощевые оказались неоднородными. Эту группу описаний необходимо разделить. Для этого было использовано число видов каждой группы в описании. Группы видов оказались достаточно взаимоисключающими: там, где много видов одной группы, мало видов другой (табл. 2).

В результате хвощевые березняки были разделены на 2 группы — сухие (9 оп.) и влажные (7 оп.). При проверке этих групп описаний с помощью критерия Кокрена оказалось, что они однородны по обеим группам видов. Интересно отметить, что не все из видов этих групп оказались в действительности приуроченными к какой-либо одной группе описаний. Из видов 1-й группы *Melampyrum nemorosum* имеет почти равное постоянство в 1-й и во 2-й группах описаний (44 и 43 % соответственно), а из видов 2-й группы — *Calamagrostis*

ТАБЛИЦА 2

Дифференциальные группы видов березняков хвощевых

Виды растений	Номера описаний															
	1	3	7	8	2	4	6	9	10	5	11	16	12	14	13	15
Calamagrostis arundinacea	+	1	2	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Stellaria nemoreum	5	5	20	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Potentilla erecta	+	-	-	+	+	+	+	+	1	-	-	-	-	-	-	-
Hieracium umbellatum	+	-	-	-	2	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Melampyrum pratense	+	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-	-
Agrostis tenuis	2	-	-	-	2	+	-	5	-	10	-	-	-	-	-	-
Hypericum tetrapterum	+	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Fragaria vesca	1	-	2	-	1	+	-	1	-	1	1	1	-	-	-	-
Galium mollugo	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Melampyrum nemorosum	-	-	2	-	5	-	-	-	1	20	5	+	2	-	-	-
Rubus saxatilis	-	1	-	5	-	+	-	15	-	-	-	-	1	-	-	-
Число видов в описании	9	4	5	5	7	6	1	6	2	6	2	2	2	0	0	0
Lysimachia vulgaris	+	-	+	-	-	-	-	+	1	-	+	+	+	+	2	1
Viola palustris	+	3	-	5	-	15	+	-	-	-	-	3	-	-	-	-
Geum rivale	-	-	-	10	+	-	+	-	3	-	-	3	+	3	-	-
Calamagrostis canescens	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	3	5	-
Crepis paludosa	-	-	3	-	-	3	-	-	-	-	-	30	10	-	-	-
Comarum palustre	-	-	-	-	-	3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Galium palustre	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	1	+
Filipendula ulmaria	-	-	-	-	-	-	2	-	+	-	-	5	+	15	-	-
Viola epipsila	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	10	5	5
Число видов в описании	2	2	2	3	1	5	5	1	3	0	1	6	6	5	4	4

Примечание. В таблице дано покрытие видов в процентах.

canescens (22 и 28 %), *Crepis paludosa* (22 и 28 %). *Viola palustris* имеет более высокое постоянство в сухих хвощевых березняках (44 и 14 %), хотя по своей экологии это типичный вид влажных, заболоченных лесов.

Это свидетельствует о том, что невозможно провести выделение синтаксонов с точностью до одного описания, а также установить абсолютно точно группы дифференциальных видов. Выборочное варьирование вносит в это некоторую неопределенность.

Получив таким путем флористически однородные группы описаний, необходимо оценить их синтаксономический ранг и построить какую-то классификационную систему.

Вопрос о ранге выделяемых синтаксонов, так же как и в ряде случаев вопрос о ранге таксонов в систематике растений и животных, не имеет определенного решения. Не существует четко выработанных правил, по которым можно было бы решить, с одной или несколькими растительными ассоциациями мы в том или ином случае имеем дело. Лишь в случае строго доминантного подхода ситуация упрощается, но это приводит к выделению громадного числа мелких единиц.

Выделенные группы описаний березовых лесов можно рассматривать как первичные единицы классификации. С учетом того, что любой набор геоботанических описаний представляет собой таксономический континуум, этот континуум был разделен на достаточно узкие «кусочки», объем которых определялся по принятому в работе критерию флористической однородности. Положение этих элементарных единиц в многомерном пространстве растительности не определяется строго объективно в связи с более или менее равномерной заполненностью пространства геоботаническими описаниями. Избрав иной способ формирования первичных таблиц геоботанических описаний, можно получить несколько другие группы описаний. В этом случае сдвигается исходная точка при сохранении объема групп.

Для сопоставления этих групп описаний нельзя использовать критерий Кокрена, так как он уже был применен для выделения этих групп. На данном этапе задача состоит в том, чтобы оценить степень различия между группами. Для этой цели был использован коэффициент сходства Съеренсена

$$C = \frac{2a}{b + c},$$

где a — число общих видов в сравниваемых группах, b и c — число видов в одной и другой группах соответственно. Но учитывать все виды, которые встречаются в той или иной группе описаний, не имеет смысла. Общее число видов в группе описаний обычно весьма велико (120—180), среди них много видов с низкими постоянством и обилием, которые довольно случайны, и их наличие или отсутствие не несет никакой полезной информации. В связи с этим для вычисления сходства были взяты виды с постоянством в группе 40 % и выше (III—V классы постоянства по общепринятой шкале). Таким путем удалось избавиться от значительной части информационного шума.

Значения коэффициента сходства сами по себе еще ничего не говорят о синтаксономических отношениях между сравниваемыми группами. Нельзя установить какое-то пороговое значение сходства, выше которого группы могут быть отнесены к одной растительной ассоциации, а ниже которого — к разным. Коэффициент сходства может быть использован как мера относительной флористической близости групп описаний. Если удастся объединить группы в какие-то кластеры, в которых группы значительно более сходны друг с другом, это будет хорошим свидетельством в пользу наличия естественных синтаксонов, но рассчитывать на это нельзя, учитывая существование таксономического континуума.

На рис. 2 приведен граф сходства групп описаний черничных и кисличных

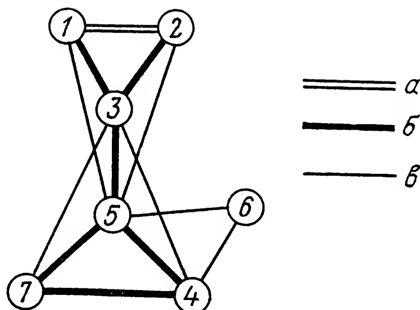


Рис. 2. Граф сходства описаний черничных и кисличных березняков.

Сходство: *а* — свыше 0.90, *б* — 0.90—0.60, *в* — 0.59—0.50. *1* — черничники бедные, *2* — луговиковые, *3* — черничники богатые, *4* — кисличники бедные, *5* — кисличники богатые, *6* — кисличники с неморальными видами, *7* — атириевые.

березняков. Из графа видно, что на основе сходства эти 7 групп описаний можно разделить на 2 кластера, но связанных друг с другом. Один кластер образуют березняки черничные бедные, черничные богатые и луговиковые, а второй — березняки кисличные бедные и богатые, кисличники с неморальными видами и атириевые. Черничники богатые и кисличники богатые занимают промежуточное положение и близки друг к другу.

Что же представляют собой эти кластеры в синтаксономическом отношении? Во флористической западноевропейской системе классификации внутри лесных растительных ассоциаций принято выделять несколько субассоциаций, одна из которых рассматривается как типичная и характеризуется отсутствием группы дифференциальных видов. В наших материалах наблюдаются подобные отношения между выделенными группами описаний. Так, например, среди 3 групп черничных березняков группа бедных черничников не имеет своей группы дифференциальных видов. Мало отличаются от них березняки луговиковые, которые характеризуются более высоким постоянством: *Veronica chamaedrys, Potentilla erecta* и *Molinia caerulea.* Группа богатых черничников имеет весьма значительные флористические отличия от 2 других групп — она характеризуется более высоким постоянством: *Convallaria majalis, Rubus saxatilis, Calamagrostis arundinacea, Angelica sylvestris, Fragaria vesca, Melampyrum sylvaticum, Gymnocarpium dryopteris, Pyrola rotundifolia, Hylocomium splendens, Rhytidiadelphus triquetrus, Brachythecium salebrosum.*

Богатые черничники довольно близки по флористическому составу к кисличным березнякам, но присоединять их к кисличникам нецелесообразно, так как для 3 групп черничников характерна достаточно большая группа чисто таежных бореальных видов: *Pinus sylvestris, Juniperus communis, Vaccinium myrtillus, V. vitis-idaea, Lerchenfeldia flexuosa, Dicranum polysetum, D. scoparium, Pleurozium schreberi, Polytrichum commune.* Эти виды имеют здесь более высокое постоянство, чем в других типах березняков.

Это дает основание рассматривать все 3 группы черничных березняков в качестве одной растительной ассоциации, которая в целом соответствует ассоциациям в системе Браун-Бланке, но имеет два существенных отличия.

1. Первоначальные группы описаний выделялись по доминирующим видам, что в явном виде не свойственно системе Браун-Бланке, но в практике классификации растительности встречается довольно часто. Разделить континуум растительности на более или менее однородные части можно по-разному, но если граница проводится там, где меняются доминирующие виды, будут получены единицы, которые легко узнавать в поле и которые могут быть легко использованы для картирования. Возможно, что тогда несколько смажутся флористические различия, но это не приведет к заметному ухудшению классификации, так как группы дифференциальных видов весьма непрерывны и не имеют четких границ.

2. В классификации лесной растительности по системе Браун-Бланке принято объединять в одну ассоциацию коренные и производные растительные сообщества, если нет серьезных различий во флористическом составе нижних яру-

сов, хотя господствующие древесные породы разные. В данной работе рассматриваются только березовые леса. Вопрос о том, насколько черничные березняки близки к ельникам или черничным осинникам, здесь не рассматривается. Для этого нужна аналогичная обработка других лесных формаций, и только после нее можно будет окончательно решить вопрос об объеме ассоциаций.

Итак, на основании сравнения групп черничных березняков друг с другом и с другими группами березовых лесов предлагается рассматривать их как одну ассоциацию Myrtillo-Betuletum, с тремя субассоциациями — typicum, lerchenfeldietosum и rubietosum saxatili. Подробная характеристика этой и других ассоциаций березняков будет дана в следующей работе.

В первоначальную группу кисличных березняков были объединены геоботанические описания с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Oxalis acetosella*. Они были разделены на 3 группы — кисличники бедные, кисличники богатые и кисличники с неморальными видами; позднее к ним была присоединена группа описаний с доминированием в травяно-кустарничковом ярусе *Athyrium filix-femina*. Группа бедных кисличников не имеет дифференциальных видов и может рассматриваться как субассоциация typicum ассоциации Oxalido-Betuletum. Следующая группа — богатые кисличники — характеризуется более высоким постоянством *Geranium sylvaticum, Anthriscus sylvestris, Ranunculus acris, Ajuga reptans.*

Группа кисличников с неморальными видами в травяно-кустарничковом ярусе отличается высоким постоянством большого числа видов. В подросте и подлеске часто встречаются *Acer platanoides, Corylus avellana, Lonicera xylosteum, Padus avium.* Среди травянистых видов постоянны *Pteridium aquilinum, Melica nutans, Viola riviniana, Asarum europaeum, Carex digitata, Hepatica nobilis, Aegopodium podagraria, Stellaria nemorum, Galeobdolon luteum, Dryopteris austriaca, Stellaria holostea.* Эта группа близка к неморальнотравным кисличникам, но отличается от нее тем, что вышеперечисленные виды не имеют в ней большого обилия.

Группа атириевых березняков отличается от всех групп кисличников довольно высоким постоянством (40—55 %) ряда видов сырых лесов: *Geum rivale, Ranunculus repens, Crepis paludosa, Lysimachia vulgaris*, но эта группа описаний имеет высокое сходство с другими группами кисличников (рис. 2), что позволяет оставить ее в рамках ассоциации кисличных березняков.

Предлагаемая методика не приводит к выделению дискретных растительных ассоциаций, так как таких ассоциаций в природе нет. В связи с этим непросто выяснить, к какой из однородных групп описаний или растительной ассоциации следует относить новые описания, которые ранее не были включены в обработку. Эта задача в данной работе не рассматривается, она нуждается в более детальной разработке и ей будет посвящена отдельная публикация.

Выделенные таким методом растительные ассоциации характеризуются преобладанием в травяно-кустарничковом ярусе одного определенного вида или группы экологически близких видов. Объем ассоциации не задается объемом первичной группы описаний. После выделения однородных групп они комбинировались заново на основе сходства их флористического состава. Так, например, ассоциация влажнотравных березняков была образована из групп влажных щучников и влажных хвощевых (с *Equisetum sylvaticum*) березняков, а к ассоциации олуговелых березняков были присоединены группы сухих щучковых, сухих хвощевых (с *Equisetum sylvaticum*), с хвощем луговым и *Calamagrostis epigeios.*

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Браунли К. А. Статистическая теория и методология в науке и технике. М., 1977. 407 с.

Василевич В. И. Эвристико-статистический метод классификации растительности // Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем средней тайги Приуралья. Л., 1980. С. 18—31.

Василевич В. И. Классификация сероольшатников северо-запада европейской части РСФСР // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 6. С. 731—741.

Кенделл М. Дж., Стъюарт А. Статистические выводы и связи. М., 1973. 899 с.

Goodall D. Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation // Austr. J. Bot. 1953. Vol. 1. N 1. P. 39—63.

Jurko A. Multilaterale Differentiation als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften // Preslia. 1973. Bd 45. H. 1. S. 41—69.

Pielou E. C. 2^k contingency tables in ecology // J. Theor. Biol. 1972. Vol. 34. N 2. P. 337—352.

Schluter D. A variance test for detecting species associations, with some example applications // Ecology. 1984. Vol. 65. N 3. P. 998—1005.

Tuomikoski R. Untersuchungen über die Untervegetation der Bruchmoore in Ostfinnland. I. Zur Methodik der pflanzensoziologischen Systematik // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo. 1942. Bd 17. S. 1—100.

Vasilevich V. I. A heuristic-statistical method for the classification of forest vegetation // Stud. Plant. Ecol. 1989. Vol. 18. P. 255—256.

Williams W. T., Lambert J. M. Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities // J. Ecol. 1959. Vol. 47. N 1. P. 83—101.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 28 XII 1994

SUMMARY

The proposed method is designed to create more objective way for distinguishing plant associations and subassociations. This is a compromise between the traditional subjective methods and methods of numerical classification which are rather formal and rigid.

Based on signal dominant species or ecological group of species preliminary releve groups are distinguished. Thereafter differential species groups are formed and the homologeneity of species group distribution within preliminary releve group is estimated by means of Cochran test. Heterogeneous releve groups are divided into secondary groups on the basis differential species number in the releve. The secondary groups are compared by means of Sorensen similarity index. Secondary groups correspond to subassociations according the Braun-Blanguet school. In the present work about 500 phytosociological releves of upland birch forests in north-western Russia were used.

УДК 581.524.31

Л. М. Ишбирдина, А. Р. Ишбирдин

ДИНАМИКА РАСТИТЕЛЬНОСТИ ГОРОДА УФЫ ЗА 60—80 ЛЕТ

L. M. ISHBIRDINA, A. R. ISHBIRDIN. DYNAMICS OF VEGETATION OF THE UFA CITY FOR THE LAST 60—80 YEARS

Приведена характеристика растительности города; описаны изменения синтаксономического разнообразия за 60—80 лет. В настоящее время в растительности г. Уфы описаны 18 классов, 29 порядков, 39 союзов, 110 ассоциаций. С начала XX в. исчезли сообщества классов Oxycocco—Sphagnetea, Scheuchzerio—Caricetea nigrae, появились Robinietea, Urtico—Sambucetea.

В предыдущей статье (Ишбирдина, Ишбирдин, 1993) рассматривалось флористическое разнообразие г. Уфы. Процессы урбанизации привели также к ощутимым изменениям в синтаксономическом составе растительности.

Общее изменение синтаксономического разнообразия

В работе А. К. Носкова (1931), обобщающей результаты исследований флоры города за 1908—1929 гг., не приведены полные флористические списки для характеристики растительных сообществ и их синтаксономической интерпретации, однако достаточно видов, чтобы мы могли дедуктивно установить синтаксономическое разнообразие на уровнях класс—союз, воздержавшись от выделения списка ассоциаций. По этой причине в таблице, где показана динамика синтаксономического разнообразия, в столбце «Число ассоциаций», для данных начала XX в. сделан прочерк.

Из таблицы видно, что на территории города с 1908 по 1991 г. описаны и зарегистрированы сообщества 20 классов. Причем за рассматриваемый период исчезли олиго-мезогемеробные сообщества классов Oxycocco—Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 1943, Scheuchzerio—Caricetea nigrae (Nordhagen 1936) Tx. 1937 и появились сообщества древесной синантропной растительности классов Robinietea Jurko ex Hadač et Sofron 1980, Urtico—Sambucetea Doing 1962 em. Passarge 1968. Не изменилось число порядков при качественном изменении их состава: исчезли сообщества порядков Festucetalia valesiacae Br.-Bl. et Tx. 1943 (класс Festuco—Brometea), Sphagnetalia magellanici Pawlowski 1938 (класс Oxycocco—Sphagnetea), Scheuchzerietalia palustris Nordhagen 1936 (класс Scheuchzerio—Caricetea nigrae), появились Chelidonio—Robinietalia Jurko ex Hadač et Sofron 1980 (класс Robinietea), Rubo—Sambucetalia Oberdorfer 1957 (класс Urtico—Sambucetea), Prunetalia Tx. 1952 (класс Querco—Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937).

Число союзов изменилось с 42 в начале века до 39 в 1991 г. при исчезновении растительных сообществ 6 союзов и появлении сообществ, отнесенных к 3 новым для Уфы союзам. Например, в классе Phragmiti—Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941 исчезли сообщества союза Cicution virosae Hajny ex Segal in Westh. et Den Held 1969, в классе Molinio—Arrhenatheretea Tx. 1937 — сообщества союза Calthion Tx. 1937, Trifolion montani Naum. 1986 и т. д. Появились сообщества союзов Geo—Acerion platanoidis L. et A. Ishb. 1989 (класс Querco—Fagetea, порядок Prunetalia), Chelidonio—

Сравнение синтаксономического разнообразия растительности Уфы 1908—1929 и 1991 гг.

Классы	Число порядков		Число союзов		Число ассоциаций	
	1908—1929 гг.	1991 г.	1908—1929 гг.	1991 г.	1908—1929 гг.	1991 г.
Lemnetea	2	2	2	2	—	8
Potametea	1	1	2	2	—	8
Phragmiti—Magnocaricetea	3	3	4	3	—	15
Isoëto—Nanojuncetea	1	1	1	1	—	3
Bidentetea	1	1	2	2	—	8
Chenopodietea	2	2	4	4	—	16
Artemisietea	2	2	3	3	—	9
Galio—Urticetea	2	2	3	3	—	7
Agropyretea	1	1	1	1	—	3
Plantaginetea	2	2	2	2	—	7
Robinietea	—	1	—	1	—	1
Urtico—Sambucetea	—	1	—	1	—	1
Molinio—Arrhenatheretea	3	3	6	4	—	9
Trifolio—Geranietea	1	1	2	2	—	3
Festuco—Brometea	2	1	2	1	—	4
Alnetea glutinosae	1	1	1	1	—	1
Oxycocco—Sphagnetea	1	—	1	—	—	—
Scheuchzerio—Caricetea nigrae	1	—	1	—	—	—
Salicetea purpurea	1	1	2	2	—	2
Querco—Fagetea	2	3	3	4	—	5
Всего	29	29	42	39	—	110

Acerion negundii L. et A. Ishb. 1989 (класс Robinietea), Sambuco—Salicion capreae Tx. et Neumann in Tx. 1950 (класс Urtico—Sambucetea).

Процесс обеднения синтаксономического разнообразия наиболее четко проявился бы при сопоставлении продромусов растительности с учетом ассоциаций, но, как отмечалось, это сделать невозможно.

Рассмотрим изменения синтаксономического разнообразия по основным типам растительности.

Плакорные леса

Лесные сообщества на территории Уфы принадлежат к 3 классам — Querco—Fagetea (широколиственные леса), Salicetea purpurea Moor 1958 (пойменные леса) и Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 1943 (заболоченные леса). Последний класс рассмотрен в разделе, посвященном водно- и околоводно-болотной растительности.

Основными лесообразующими породами на территории города являются *Quercus robur*,[1] *Tilia cordata, Ulmus laevis, U. glabra, Acer platanoides.* На плакорных выровненных участках водораздельного увала произрастают липово-дубовые леса союза Aconito—Tilion Solm. 1993 (Соломещ и др., 1993), переходные к мезоксерофитным низкобонитетным дубнякам союза Lathyro—Quercion Solm. 1989 (Соломещ и др., 1989). Еще в начале века бóльшая часть современной территории города была занята такими лесами. В кустарничковом ярусе сохранившихся в настоящее время фрагментов таких лесов обычны *Corylus avellana, Crataegus sanguinea, Sorbus aucuparia, Viburnum opulus, Euonymus verrucosa.* Тра-

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

вяной покров достаточно богат, он сложен разными видами — от весенних эфемероидов (*Anemonoides altaica, A. ranunculoides, Corydalis solida, Gagea lutea, G. minima, Pulmonaria obscura, P. dacica, Lathyrus vernus*) до летневегетирующих (*Galium odoratum, Carex sylvatica, C. muricata, Aconitum septentrionale, Dryopteris filix-mas, Asarum europaeum, Stellaria holostea, Aegopodium podagraria* и др.).

Несмотря на то что современные сообщества широколиственных лесов Уфы сравнительно богаты, за прошедшие 60—80 лет произошло сильное обеднение флористического состава: уничтожены в основном декоративные, красиво цветущие виды и олиго-мезогемеробы, не выдержавшие усиливающегося антропогенного пресса. Так, в лесах были обычны 6 видов орхидных: *Cephalanthera rubra, Cypripedium calceolus, Gymnadenia conopsea, Orchis mascula, Neottia nidus-avis.* Сейчас на территории лесопарков нами обнаружен только 1 вид — *Epipactis helleborine.* Исчезли ранее встречавшиеся в обилии *Delphinium elatum, Adenophora lilifolia* и др.

На вершинах холмов «Уфимского полуострова» на крутых склонах речных долин выходят на поверхность карбонатные породы (известняки, мергели, доломиты) и гипсы, на которых формируются маломощные дерново-карбонатные почвы с обломками твердых пород. На таких местообитаниях встречаются низкобонитетные ксерофитные дубняки с богатым набором травянистых и кустарниковых видов (союз Lathyro—Quercion). В настоящее время такие леса занимают здесь очень небольшие площади, расположенные на крутых перегибах склонов долин рек Белой и Уфы в лесопарке им. М. Гафури и в южной части города. Кустарниковый ярус представлен следующими видами: *Rosa majalis, Cotoneaster melanocarpus, Euonymus verrucosa, Caragana frutex, Cerasus fruticosa, Crataegus sanguinea,* очень редко встречаются *Lonicera tatarica.* Хорошо идет возобновление дуба. Из травянистых обитают *Astragalus danicus, A. glycyphyllos, Vicia pisiformis, Laser trilobum, Galium tinctorium, Anthemis tinctoria, Pyrethrum corymbosum, Solidago virgaurea, Fragaria viridis, Lithospermum officinale, Campanula persicifolia, C. bononiensis, C. trachelium, Bupleurum longifolium, Carex praecos, C. pediformis, Melica nutans, Lilium martagon, Digitalis grandiflora, Gentiana cruciata, Anemone sylvestris* (причем 5 последних видов встречаются крайне редко). Для сообществ ксерофитных дубрав Носков приводит список видов, обычных в 20-е годы, но не обнаруженных нами в настоящее время: *Polemonium caeruleum, Pulsatilla patens, Adonis vernalis, Orthilia secunda, Viola collina.* В таком дубняке в северной части города на крутом берегу р. Белой нами обнаружено несколько экземпляров реликтовых сосен (от плодоносящих до молодого подроста). На то, что *Pinus sylvestris* на территории города является видом-аборигеном, ранее распространенным более широко, указывал и Носков (1931 : 191): «Расположены сосны группами на каменистых склонах... Стволы их обычно искривлены, вершины обломаны (часто 2—3 вершины). Расположены они на крутых обрывистых склонах, исключающих всякую мысль об искусственном насаждении». В таких сообществах наряду с сосной были обычны *Betula pendula, Ulmus glabra, Viburnum opulus, Sorbus aucuparia, Corylus avellana, Euonymus verrucosa, Crataegus sanguinea, Daphne mezereum*, из травянистых видов — *Orthilia secunda, Gymnadenia conopsea, Cephalanthera rubra, Silene nutans, Aristolochia clematitis.* В современных лесах такого типа из видов, указанных Носковым, нами не обнаружены *Daphne mezereum, Corylus avellana, Orthilia secunda, Gymnadenia conopsea, Cephalanthera rubra.*

Бельско-Уфимский увал на территории города (на всем протяжении с северо-востока на юго-запад) имеет неодинаковые абсолютные высоты, а также разные высоты относительно уровня рек. Кроме того, он пересечен крупными логами и оврагами. В понижениях (абсолютная высота на севере «Уфимского полуострова» 140 м над ур. м., относительная высота над уровнями рек 50—60 м) со сравнительно близким залеганием грунтовых вод, а также на склонах водораздельного увала (уклон 20—30°) развиваются леса с доминированием в

древесном ярусе *Tilia cordata, Acer platanoides, Ulmus laevis.* На выровненных, более влажных участках северной части «Уфимского полуострова» сохранились останцы липовых лесов (в парке им. Калинина) с примесью вяза и клена (союз Aconito—Tilion) на темно-серых лесных почвах. В кустарниковом ярусе развит сильно сомкнутый подрост из *Acer platanoides, Ulmus laevis.* В травяном ярусе обычны *Actae spicata, Adoxa moschatellina, Aegopodium podagraria, Agrostis gigantea, Asarum europaeum, Brachypodium sylvaticum, Bromopsis benekenii, Cardamine impatiens, Carex sylvatica, Circaea lutetiana, Festuca gigantea, Impatiens nolitangere, Milium effusum, Myosoton aquaticum, Omphalodes scorpioides, Polygonatum multiflorum, Paris quadrifolia, Viola elatior, V. mirabilis* (очень редко встречаются *Ribes hispidulum, R. nigrum, Rubus saxatilis*). Носков указывает, что в таких мезофитных были обычны орхидные — *Listera ovata, Neottia nidus-avis.* В тех участках леса, которые испытали сильное антропогенное воздействие, в травяном ярусе может доминировать один из следующих видов: *Cacalia hastata, Lamium album, Stachys sylvatica, Cicerbita uralensis, Urtica dioica.* Развиваются заросли из *Rubus caesius, R. idaeus.* При усилении рекреационного использования этих лесов возможны дальнейшее обеднение состава травяного яруса с развитием сомкнутых покровов из перечисленных выше видов, а затем прекращение возобновления древесных видов.

Склоны водораздельного увала также заняты липняками с примесью клена и вяза. Причем ярус древесного подрода (*Acer platanoides, Ulmus laevis*) настолько сомкнут, что солнечной радиации недостаточно для развития травяного яруса. Кроме весенних эфемероидов, у которых к июню заканчивается вегетация, в середине лета из травянистых видов можно встретить лишь отдельные экземпляры *Dryopteris filix-mas, Lamium album, Stachys sylvatica.*

Пойменные леса

Леса в поймах рек Белой, Уфы и Демы отнесены к классу Salicetea purpurea Voor 1958 и союзу Alno—Padion Knapp 1942 класса Querco—Fagetea. Сообщества первого класса — это тополево-ивовые леса с *Salix alba, Populus nigra, Alnus incana* и различные кустарниковые сообщества с *Salix cinerea, S. triandra, S. viminalis, S. dasyclados* и др. К союзу Alno—Padion отнесены пойменные мезогигрофитные варианты широколиственных лесов, отличающиеся присутствием в древесном ярусе *Alnus incana, Ulmus laevis, Padus avium.* В настоящее время площади, занятые естественными лесами этого союза, значительно сократились. Бо́льшая часть территории, где ранее произрастали эти леса, сейчас засажена *Populus balsamifera* и *Fraxinus americana* в возрасте 30—40 лет. При этом состав кустарникового и травяного ярусов претерпел незначительные изменения. В подлеске постоянно присутствуют *Padus avium, Ulmus laevis, Frangula alnus, Acer negundo, Fraxinus americana*, в травяном ярусе — *Lysimachia nummularia, Urtica dioica, Glechoma chederacea, Filipendula ulmaria, Geum urbanum, Rubus caesius* и др.

Меньшие изменения претерпели леса класса Salicetea purpurea. В травяном ярусе ивово-тополевых лесов обычны *Agrostis stolonifera, Atriplex nitens, Bidens tripartita, Calystegia sepium, Cenolophium denudatum, Echinochloa crus-galli, Lycopus europaeus, L. exaltatus, Mentha arvensis, Polygonum lapathifolium, Solanum dulcamara, Stachys palustris, Rubus caesius, Urtica dioica* и др., из редких видов — *Cucubalis baccifer, Petasites spurius.* Интересно отметить, что в пойменные леса, растущие в черте города и в его окрестностях, сейчас активно внедряются неофиты: *Acer negundo, A. tataricum, Fraxinus americana, Populus balsamifera, Echinocystis lobata.*

На неширокиx галечных берегах под крутыми обрывами к р. Белой среди крупных гипсовых глыб и мелкого щебня также произрастают леса класса Salicetea purpurea, но здесь чаще встречаются *Populus tremula, P. alba, Alnus incana,*

а в травяном ярусе присутствуют *Genista tinctoria, Aristolochia clematitis*, семена которых, вероятно, вымываются из ксерофитных дубняков, расположенных выше по склону. В этих сообществах также постоянно присутствуют *Acer negundo, Fraxinus americana.*

Лесные опушки

Опушечные сообщества, обитающие в черте города, отнесены к 2 классам. К классу Trifolio—Geranietea sanguinei Th. Muller 1961 относятся мезоксерофитные опушечные сообщества, богатые злаково-бобовым разнотравьем; как правило, они приурочены к опушкам лесов союза Lathyro—Quercion и солнечным прогреваемым опушкам лесов союза Aconito—Tilion. По описанию Носкова, 60—80 лет назад это был наиболее распространенный тип опушечных сообществ. В настоящее время они встречаются в виде небольших фрагментов, занимающих площадь не более нескольких десятков квадратных метров. Однако во флористическом отношении эти сообщества остаются одними из наиболее богатых: постоянно в них встречаются *Astragalus danicus, A. glycyphyllos, Betonica officinalis, Carex tomentosa, Calamagrostis epigeiois, Clinopodium vulgare, Eryngium planum, Festuca pratensis, Galium verum, Geum urbanum, Fragaria viridis, Hieracium umbellatum, Inula aspera, Lathyrus litvinovii, Geranium sanguineum, Poa pratensis, Phleum pratense, Prunella vulgaris, Sanguisorba officinalis, Seseli libanotis, Serratula gmelinii, Silene noctiflora, Trifolium montanum, T. pratense, Turritis glabra, Vicia tenuifolia* и др., очень редки *Filipendula vulgarus, Koeleria delavignei, Carlina bibersteinii, Campanula patula, Pteridium aquilinum, Vincetoxicum hirundinaria, a Polygala comosa* и *P. sibirica*, которые в начале века были широко распространены, сейчас находятся под угрозой исчезновения. Из видов, указанных Носковым для опушечных сообществ, исчезли *Adonis vernalis, Antennaria dioica, Artemisia dracunculus, Campanula wolgensis, Daphne mezereum, Hieracium echioides, Omalotheca sylvatica, Pulsatilla patens, Viola pumila.* Сейчас все более усиливается рекреационное воздействие на опушки лесов в лесопарках, лесные поляны, увеличивается сбор красиво цветущих и лекарственных растений, что приводит к снижению их численности и уменьшению видового разнообразия.

Затененные влажные опушки липняков, занятые нитрофильной растительностью, принадлежат к классу Galio—Urticetea Passarge 1967. К этому классу в Уфе отнесены как естественные, так и антропогенные сообщества, возникшие на месте сведенных липняков, травянистая растительность обочин лесных троп и нитрофильные сообщества, примыкающие к посадкам. В связи с усилением антропогенных нагрузок (рекреация, евтрофикация) площади, занятые этими сообществами, значительно увеличились. Наиболее распространены виды синантропизированных опушек: *Aegopodium podagraria, Agrimonia eupatoria, Alliaria petiolata, Arabis pendula, Campanula latifolia, Chelidonium majus, Galium aparine, Lamium album, Rumex obtusifolius, Stachys sylvatica, Urtica dioica*, реже встречаются *Angelica archangelica, A. sylvestris, Chaerophyllum prescottii, Fragaria vesca, Geranium robertianum, G. sylvaticum, Lysimachia vulgaris, Milium effusum, Rumex pseudonatronatus, Scrophularia nodosa, Vicia tenuifolia, Viola elatior, V. mirabilis.* В начале века в подобных опушечных сообществах произрастали орхидные: *Neottia nidus-avis, Gymnadenia conopsea*, а также исчезнувшие сейчас *Senecio grandidentatus, Athyrium filix-femina.*

Синантропные древесные сообщества

В 30—50-е годы на месте сведенных лесов водораздельного увала создаются искусственные посадки *Pinus sylvestris, Larix sibirica, Populus balsamifera, Quercus robur, Ulmus glabra.* Непосредственная близость естественных лесов к этим посадкам повлекла за собой внедрение в них видов широколиственных лесов.

Сейчас в подлеске широко представлены *Aacer platanoides, Cotoneaster melanocarpus, Quercus robur, Rhamnus catharctica, Sorbus aucuparia, Sambucus sibirica, Tilia cordata*, в травяном ярусе — *Aegopodium podagraria, Alliaria petiolata, Galium odoratum, Lamium album, Rubus caesius, Stellaria holostea, Urtica dioica* и др., реже встречаются *Epipactis helleborine, Moehringia trinervia, Viola elatior, V. mirabilis* и др. Подробно флористический состав и ценотический характер этих сообществ, а также монодоминантных, спонтанно возникающих древесных сообществ из *Acer negundo* (отнесенных к классу Robinietea Jurco ex Hadač et Sofron 1980) авторы обсуждали в статье «О некоторых синантропных древесных сообществах города Уфы» (Ишбирдина, Ишбирдин, 1991). Интересно отметить, что именно в сообщества посадок (класс Urtico—Sambucetea Doing 1962 em. Passarge 1968, порядок Prunetalia класса Querco—Fagetea) внедряются неофиты: *Berberis vulgaris, Euonymus europaea, Mahonia aquifolium, Pyrus ussuriensis, Robinia pseudacacia* и др.

Степи

Степная растительность отнесена к классу Festuco—Brometea Br.-Bl. ex Tx. 1943. В начале века на территории современного города степные сообщества занимали довольно значительные пространства — вершины холмов, южные склоны балок и оврагов. Каменистые степи были приурочены к крутым правобережным склонам рек Белой и Уфы. Носков описывает исчезнувший сейчас типичный участок степной растительности на старом мусульманском кладбище города. Сохранился лишь очень небольшой участок каменистой степи с маломощным щебнистым слоем почвы, расположенный ниже этого кладбища на крутом юго-западном склоне к р. Белой. Типично степные виды здесь угнетены и находятся на грани исчезновения (сказываются влияние рекреации и создание искусственных посадок на террасируемых склонах), это *Alyssum tortuosum, Artemisia campestris, A. santonica, A. sericea, Astragalus helmii, Campanula sibirica, C. glomerata, Centaurea sibirica, C. pseudomaculosa, Ceratoides papposa, Festuca pseudovina, Onosma simplicissima, Onobrychis sibirica, Poa angustifolia, Stipa capillata, S. pennata, Thesium arvense, Thymus uralensis, Veronica spicata* и др. Ниже по склону на естественных террасках скапливаются смытые слои почвы и щебня, на которых встречаются *Asparagus officinalis, A. polyphyllus, Artemisia sericea, Echinops ritro, Elytrigia lolioides, Gypsophila altissima, Kochia prostrata, Melica transsilvanica, Potentilla canescens, Oxytropis pilosa.* Ценотический и флористический анализы этих сообществ были проведены немецкими геоботаниками (Schubert et al., 1981).

Еще один уникальный участок петрофитной степи на крутом берегу р. Белой в северной части города, описанный еще Носковым, сохраняется до сих пор. Это единственное в Уфе место, где еще можно найти *Ephedra distachya*, произрастающий совместно с *Centaurea ruthenica, Onosma simplicissima, Verbascum thapsus, Nonea pulla* и другими степными видами. Близость этого участка к территории комплекса нефтеперерабатывающих заводов и к садам вызывает серьезные опасения за его судьбу.

Степи претерпели наибольшие изменения в результате урбанизации. Исчезли степные кустарники: *Amygdalus nana, Spiraea crenata*, резко сократились популяции *Caragana frutex, Cerasus fruticosa*; были уничтожены красиво цветущие виды: *Aster alpinus, Scorzonera purpurea, Serratula lycopifolia, Stipa pulcherrima*; из-за неумеренного выпаса скота (на окраинах Уфы в 10—20-х годах) и застройки почти всех территорий, занятых степью и суходольными лугами, исчезли *Achillea nobilis, Artemisia salsoloides, A. lerchiana, Carex caryophyllea, Ceratocarpus arenarius, Corispermum hyssopifolium, Galatella hauptii, Linum flavum, Phleum phleoides, Poa bulbosa, Thymus marschallianus, Silene chlorantha* и др.

Луга

На северных, северо-западных склонах холмов и на лесных полянах сформировалась луговая растительность (сообщества порядка Arrhenatheretalia Pawl. 1928 класса Molinio—Arrhenatheretea Tx. 1937). Луга вдоль небольших ручьев и речек представляют собой более влажный тип луговых сообществ (порядок Molinietalia W. Koch 1926). Такие же богатые разнотравьем луга встречаются в поймах рек Уфы и Белой.

Сейчас в Уфе наиболее распространены настоящие мезофитные луга порядка Arrhenatheretalia, приуроченные к лесным полянам, северо-западным склонам холмов, поймам рек. На этих лугах обычны *Dactylis glomerata, Festuca pratensis, Poa pratensis, Phleum pratense, Trifolium pratense, Knautia arvensis, Galium album, G. verum, Medicago lupulina, Bunias orientalis* и др. Интересные луговые сообщества с доминированием *Arrhenatherum elatius* сохранились в северной части города у границ нефтеперерабатывающих заводов. Эти луга сильно обеднены: из злаков, кроме райграса, встречаются *Calamagrostis epigeios, Poa angustifolia*, из разнотравья — *Bunias orientalis, Galium album, Knautia arvensis, Lotus corniculatus, Medicago lupulina, Trifolium pratense, Solidago virgaurea.* Носков приводит описание аналогичных лугов в начальной стадии антропогенной дегрессии, тогда здесь были обычны *Spiraea crenata, Filipendula vulgaris, Galium verum, Origanum vulgare, Phlomis tuberosa, Allium angulosum, Leucanthemum vulgare* и др. Более влажные типы лугов встречаются в поймах рек и ручьев, на лесных полянах с близким залеганием грунтовых вод. Эти луга отличаются присутствием *Deschampsia cespitosa, Agrostis tenuis, Alopecurus pratensis*, видов рода *Alchemilla, Prunella vulgaris, Ranunculus repens* и др. На лугах, расположенных в непосредственной близости от селитебной части города и испытывающих интенсивную рекреационную нагрузку, независимо от исходного состава увеличивается доля пастбищных видов: *Trifolium repens, Plantago major, Polygonum aviculare, Taraxacum officinale, Cichorium inthybus, Leontodon autumnalis* и др. Эти луга могут быть отнесены к союзу Cynosurion Tx. 1947. К лугам такого типа близки растительные сообщества на старых газонах города.

Очень интенсивные мезогигрофитные луга в пойме р. Уфы сохранились в охранной зоне южного водозабора. Здесь на богатых пойменных почвах наблюдаются многовидовые сообщества с мощным травостоем. Обычны злаки: *Bromopsis inermis, Alopecurus pratensis, Poa pratensis, Elytrigia repens, Festuca pratensis, Dactylis glomerata* и др. Постоянно встречаются *Filipendula ulmaria, Veronica longifolia, Achillea cartilaginea, Galium physocarpum, Allium angulosum, Thalictrum flavum, Sedum telephium, Ranunculus repens, Lysimachia nummularia* и др.

Таким образом, луга на территории города отличаются большим разнообразием и богатством флоры. Однако влияние урбанизации сказалось и на этом относительно устойчивом типе растительности. Если в начале века настоящие луга занимали значительные площади и использовались как сенокосы и пастбища, то теперь они наблюдаются лишь в водоохранной зоне пойм рек и в виде небольших фрагментов — на лесных полянах. Обеднение луговой флоры произошло в связи с исчезновением таких видов, как *Fritillaria meleagroides, Allium schoenoprasum, Lychnis chalcedonica, Dianthus deltoides, Coronaria flos-cuculi, Viscaria vulgaris, Gentiana pneumonanthe, Polygonum alpinum* и др. Одним из основных факторов, повлекших за собой исчезновение перечисленных видов, явился, по-видимому, неумеренный сбор этих декоративных растений.

Водно- и околоводно-болотная растительность

Эта большая группа сообществ представлена в г. Уфе растительностью галечных пляжей, больших и малых водоемов (рек, стариц, озер), заболоченных местообитаний.

Галечные пляжи пойм заняты сообществами союзов Chenopodion glauci Heiny 1978, Bidention tripartiti Nordhagen 1940 класса Bidentetea tripartiti Tx., Lohm. et PRSG. in Tx. 1950. Здесь обычны однолетники: *Echinochloa crus-galli, Setaria glauca, S. viridis, Chenopodium glaucum, C. rubrum, Gnaphalium uliginosum, Bidens cernua, B. tripartita.* На речных отмелях встречаются *Butomus umbellatus, Alisma plantago-aquatica, Sagittaria sagittifolia, Carex acuta*, виды рода *Juncus*, в лужицах — *Callitriche verna* и др.

Отмельные сообщества на свежем наилке, принадлежащие к классу Isoëto—Nanojuncetea Br.-Bl. et Tx. 1943, очень редки, и характерные для них виды описаны лишь у левого пологого берега р. Белой (Цыганская поляна): *Limosella aquatica, Gnaphalium uliginosum, Cyperus fuscus, Alopecurus aequalis* и др.

Пологие левобережья рек Белой и Уфы изобилуют старицами, находящимися в разных стадиях зарастания. На территории города еще недавно существовало большое количество как молодых, так и основательно заросших, заболоченных озер-стариц. Расширение новостроек в Уфе приводит к уничтожению этих местообитаний. В 1989 г. в микрорайоне Сипайлово еще существовало зарастающее озеро-старица с *Nuphar lutea, Nymphaea alba, Potamogeton natans* (сообщества класса Potametea Klika in Klika et Novak 1941), *Hydrocharis morsus-ranae, Utricularia vulgaris, Lemna minor, L. trisulca, Spirodela polyrhiza, Elodea canadensis* (сообщества класса Lemnetea R. Tx. 1955) и прибрежно-водными сообществами из *Glyceria maxima, Scolochloa festucacea, Phalaroides arundinacea, Scirpus lacustris, Eleocharis ovata, E. palustris, Carex acuta, C. atherodes* и др. (класс Phragmiti—Magnocaricetea Klika in Klika et Novak 1941). Уже к 1990 г. это озеро было засыпано и сделана площадка под застройку. Некоторые из перечисленных видов (*Nymphaea alba, Scolochloa festucacea* и др.) были зарегистрированы на территории города только в этом озере, и сейчас их можно считать исчезнувшими.

В южной части города и пойме р. Белой в черте одноэтажных домов расположены два озера-старицы, которые уже более столетия испытывают сильнейшую евтрофикацию, вызвавшую обеднение состава водных видов и одновременно сильное разрастание таких евтрофных видов, как *Spirodela polyrhiza, Lemna minor, Elodea canadensis, Ceratophyllum demersum* (классы Lemnetea, Potametea).

Водная растительность текучих вод рек Белой, Уфы, Демы представлена большим разнообразием рдестов: *Potamogeton pectinatus, P. compressus, P. filiformis, P. perfoliatus, P. lucens* и др. (класс Potametea).

Интересные комплексы водно-болотной растительности возникли в пойме р. Белой. В черте города вдоль Оренбургского тракта расположено много небольших и неглубоких водоемов карстового происхождения, также находящихся на разных стадиях зарастания. Ежегодно после половодья вода в них обновляется, заносятся мальки рыб. В сравнительно больших непересыхающих озерцах (15—20 м в диам.) к середине лета развиваются водные сообщества из *Nuphar lutea, Stratiotes aloides, Hydrocharis morsus-ranae, Lemna minor, L. trisulca, Spirodela polyrhiza, Salvinia natans* (последний вид встречается очень редко), ближе к берегу идет пояс из *Sparganium emersum, S. erectum, Alisma plantago-aquatica, Sagittaria sagitifolia, Thypha angustifolia, T. latifolia, Glyceria maxima, Rorippa amphybia, Carex atherodes, C. pseudocyperus, Caltha palustris, Eleocharis ovata, E. mamillata, E. palustris, Galium palustre, Epilobium palustre* и др. (класс Phragmiti—Magnocaricetea). Изредка в береговых сообществах встречаются *Alopecurus geniculatus, Sium latifolium.*

На зарастающих, заторфовывающихся озерцах образуются плавневые сообщества из *Comarum palustre*, где встречаются *Rumex hydrolapatum*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Lycopus europaeus*, *Carex pseudocyperus*, *Bidens tripartita*, *B. cernua*, *Galium palustre*, *Epilobium palustre* (близкие к сообществам класса Scheuchzerio—Caricetea nigrae (Nordhagen 1936) Tx. 1937). На берегах озер обычны заросли из *Calamagrostis canescens*, *Ranunculus repens*, *Viola stagnina*, *Lythrum*

virgatum и др. Носков для подобных сообществ (в начале века) указывал *Iris pseudacorus, Cicuta virosa, Senecio fluviatilis, Calla palustris, Herminium monorchis, Ranunculus lingua* и другие виды, исчезнувшие на территории города, но встречающиеся в близлежащих его окрестностях.

К концу лета иловатое дно мелких пересыхающих водоемов зарастает сообществами с доминированием *Rumex maritimus* (союз Bidention класса Bidentetea tripartiti).

Очень интересные водно-болотные сообщества существовали в начале века на водораздельном Бельско-Уфимском увале в воронках карстового происхождения. Особенно много их было в долине р. Сутолоки. К моменту их описания Носковым они были разбросаны по остепненному лугу, возникшему после сведения леса под пастбища. Более старые озерца заторфовывались. Здесь были обычны сфагновые сообщества из *Sphagnum teres, S. recurvum, S. squarrosum, S. ambyphyllum*, среди которых произрастали *Betula pubescens, Salix lapponum, S. rosmarinifolia.* На сфагновых участках болот были вполне обычны *Oxycoccus palustris, Eriophorum polystachyon, Scheuchzeria palustris, Epipactis palustris, Herminium monorchis, Listera ovata, Liparis loeselii, Dactylorchiza incarnata* (сообщества классов Scheuchzerio—Caricetea nigrae, Oxycocco—Sphagnetea Br.-Bl. et Tx. 1943). На других участках развивались мощные кочкарники из *Carex vesicaria, C. pseudocyperus, C. appropinquata, C. elata*, на кочках встречались *Orthilia secunda, Dryopteris cristata* и др. Бурная евтрофикация этих олигогемеробных сообществ, а затем и полная застройка всех занимаемых ими площадей (в микрорайоне «Зеленая роща») повлекли за собой окончательное исчезновение этих уникальных растительных группировок.

Очень маленький участок заболоченного леса с *Alnus glutinosa* (класс Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 1943) сохранился в пойме небольшого ручья на территории зоовольера (в лесопарке им. Лесоводов Башкирии). Между стволами ольхи развиты большие кочки из *Carex elongata, C. cespitosa, C. nigra, C. cinerea, C. diandra, Scirpus sylvaticus*, среди них встречаются *Equisetum fluviatilis, Stellaria bungeana, Menyanthes trifoliata.* В приствольных кругах растут *Cystopteris fragilis, Cardamine amara, Omphalodes scorpioides, Epilobium nervosum, Poa remota* и др. Носков приводит для таких сообществ исчезнувшие сейчас папоротники: *Dryopteris cristata, Thelypteris palustris, Matteuccia struthiopteris.*

Рудеральная растительность

Рудеральная флора и растительность Уфы также претерпели большие изменения. В начале века 1-этажный город непосредственно граничил с пастбищами и возделываемыми полями, а 2—3-этажные застройки занимали лишь его исторический центр. Поэтому на улицах и пустырях города появлялись реликтовые, ныне исчезнувшие сегетальные виды: *Agrostemma githago, Vaccaria hispanica, Lycopsis arvensis*, а также возделываемые на полях *Brassica napus, B. juncea, Linum usitatissimum* и др.

Процессы урбанизации — застройка многоэтажными домами, сокращение сектора частных домов, уменьшение площадей огородов, увеличение площадей бетонных и асфальтовых покрытий, возникновение новых (районы новостроек со строительным мусором, газоны, клумбы) и сохранение старых типов местообитаний (огороды, улицы старых районов с 1-этажными домами) — и появление новых адвентивных видов привели к увеличению разнообразия рудеральной флоры и растительности; стало наблюдаться большое сходство с флорой и растительностью других крупных городов. Это сходство проявляется в том, что рудеральная растительность Уфы представлена теми же классами, что и растительность городов Центральной и Восточной Европы: Chenopodietea Br.-Bl. 1951 em. Lohm., J. et R. Tx. ex Matusz. 1962, Artemisietea vulgaris Lohm., Prsg. et Tx. in Tx. 1950, Agropyretea repentis Oberd., Th. Muller et Gors in Oberd. et al. 1967, Plantaginetea majoris Tx. et Prsg. in Tx. 1950, Bidentetea tripartiti Tx., Lohm. et Prsg. in Tx. 1950.

Сходный характер деятельности человека, приводящий к возникновению

сходных типов местообитаний (пустыри со строительным мусором, интенсивно вытаптываемые местообитания, городские свалки, перемещение верхних горизонтов почвы и т. п.), и эвритопность большинства рудеральных видов могут свидетельствовать о том, что рудеральная растительность Уфы сходна с растительностью европейских городов вплоть до уровня ассоциаций, бо́льшая часть которых выделяется не только по сходству общей флористической композиции, но и по доминированию отдельных видов. Из доминантов рудеральных сообществ наиболее обычны *Chenopodium album, C. glaucum, Setaria glauca, S. viridis, Echinochloa crusgalli, Brassica campestris, Atriplex tatarica, A. nitens, Sisymbrium loeselii, Lactuca serriola, Malva pusilla, Arctium lappa, A. tomentosum, Artemisia vulgaris, A. absinthium, Carduus acanthoides, Cirsium setosum, Berteroa incana, Cichorium inthybus, Polygonum aviculare, Plantago major, Elytrigia repens.*

Заключение

Таким образом, естественная и синантропная растительность города, представленная в настоящее время сообществами 18 классов, за последние 60—80 лет претерпела значительные изменения, которые выражаются, во-первых, в сокращении доли одних (классы Festuco—Brometea, Phragmiti—Magnocaricetea) и увеличении доли других (класс Agropyretea, порядок Sisymbrietalia) типов растительности, во-вторых, в обеднении флористического состава естественных типов растительности и, в-третьих, в исчезновении отдельных сообществ (класс Oxycocco—Sphagnetea и др.) и появлении новых (класс Robinietea, порядок Prunetalia).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ишбирдина Л. М., Ишбирдин А. Р. Синантропные древесные сообщества города Уфы // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 4. С. 548—556.

Ишбирдина Л. М., Ишбирдин А. Р. Динамика флоры города Уфы за 60—80 лет // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 1—10.

Носков А. К. Уфа и ее окрестности // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. 1931. Т. 42. Вып. 2. С. 181—209.

Соломещ А. И., Григорьев И. Н., Хазиахметов Р. М. Синтаксономия лесов Южного Урала. III. Порядок Quercetalia pubescentis. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1989. № 6233-В89. 51 с.

Соломещ А. И., Григорьев И. Н., Хазиахметов Р. М., Баишева Э. З. Синтаксономия лесов Южного Урала. V. Хвойно-широколиственные леса. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1993. № 1464-В93. 68 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Schubert R., Jäger E. J., Mahn E.-G. Vergleichende geobotanische Untersuchungen in der Baschkirischen ASSR. 2 Teil. Xerotherme Gebusche, Xerothermrasen, Ackerungkrautgesellschaften // Wiss. Z. Univ. Halle. 1981. Bd 30. H. 5. S. 89—113.

Институт биологии
УНЦ РАН
Уфа

Получено 23 VIII 1991

SUMMARY

The communities of 18 classes are described for the territory of Ufa: Querco—Fagetea (broad-leaved forests), Salicetea purpurea (floodplain forests), Alnetea glutinosae (boggedup forests), Robinietea, Urtico—Sambucetea (synanthropic arboreous communities), Trifolio—Geranietea, Galio—Urticetea (forest edge communities), Festuco—Brometea (steppes), Molinio—Arrhenatheretea (meadows), Isoëto—Nanojuncetea, Bidentetea tripartiti (river banks), Lemnetea, Potametea, Phragmiti—Magnocaricetea (aquatic and semiaquatic communities), Chenopodietea, Artemisietea, Plantaginetea, Agropyretea (ruderal communities). The syntaxonomical structure of vegetation has changed for the last 60—80 years. The diversity of synanthropical vegetation inoreases and that of natural one decreases.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.26/.27 : 581.9 (481-922.1)

K. L. Vinogradova

THE CHECKLIST OF THE MARINE ALGAE FROM SPITSBERGEN

К. Л. ВИНОГРАДОВА. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ МОРСКИХ ВОДОРОСЛЕЙ ШПИЦБЕРГЕНА

The checklist of all published and new records of marine *Chlorophyta, Xanthophyta, Phaeophyta* and *Rhodophyta* from Spitsbergen is given. It includes 142 species. 18 species are reported for the first time.

This paper is a compilation of all available knowledge on the species composition of the benthic marine algae of Spitsbergen, It is based on previously published records and on unpublished data. All specimens of the Spitsbergen algae from the Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE), collections of the Institute of Oceanology of the Polish Academy of Sciences from Hornsund fjord and material from Isfjorden, collected by the author during summer 1990 have been studied.

A total of 142 species is listed, consisting of 37 *Chlorophyta*, 1 *Xanthophyta*, 53 *Phaeophyta* and 51 *Rhodophyta*. No taxon below the rank of species is included. 71 species have been found and studied by the author. 18 species are reported for the first time. Thus the present list includes 51 species more than the most detailed catalogue of G. South and I. Tittley (1986). Nevertheless these data should not be considered as final but rather as necessary basis for further taxonomic and floristic investigations on Spitsbergen.

Arrangement of the list. The sequence of families of the *Phaeophyta* and *Rhodophyta* is as in the work of South and Tittley (1986). The green algae are arranged in accordance with К. Л. Виноградова (1979). Genera are listed alphabetically under each family, with species listed alphabetically within genera. A question mark preceding a species name indicates that its taxonomic position is questionable. A question mark after name indicates that an occurrence of the species in Spitsbergen is doubtful. Asterisks (*; **) indicate species studied by author (species found for the first time are marked off by two asterisks). Each species is annotated with literature references, some taxonomic comments and records of distribution (when it is known). Distribution on south (S), west (W), north (N) and east (E) coast of Spitsbergen is given directly following the name. The location is indicated only for species reported for the first time.

Chlorophyta

Cladophoraceae

* «*Chaetomorpha melagonium*» (Web. et Mohr) Kütz. S W N. — Kjellman, 1883; Summerhayes, Elton, 1923; Svendsen, 1959, Зинова, 1961a; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *Conferva melagonium* — Agardh, 1868a; Heuglin, 1874; Kjellman, 1875a, 1877.

** *C. tortuosa* (Dillw.) Kleen. Hornsund fjord.

For systematic position of this species see: Виноградова (1986 : 16).

? *Cladophora diffusa* (Roth) Harv. N. — Kjellman, 1877, 1883.

Doubtful name, see: C. Hoek (1963 : 223).

C.hutchinsiae (Dillw.) Kütz. ? — South, Tittley, 1986.
C.laetevirens (Dillw.) Kütz. ? — South, Tittley, 1986.
** *C. sericea* (Huds.) Kütz. Isfjorden.
Rhizoclonium pachydermum Kjellm. W. — Зинова, 1961a.
R. riparium (Roth) Harv. W N. — Kjellman, 1877, 1883; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986. *R. rigidum* — Kjellman, 1883.

Does not include *Rhizoclonium tortuosum* (Dillw.) Kütz. See: Виноградова (1986 : 20).

Chlorochytriaceae

* *Chlorochytrium inclusum* Kjellm. S W N. — Kjellman, 1883; Зинова, 1961a.
Codiolum nordenskjoldianum Kjellm. N. — Kjellman, 1877, 1883.

Probably = *Codiolum gregarium.*

Characiaceae

Characium marinum Kjellm. N. — Kjellman, 1877, 1883.

Ulotrichaceae

? *Ulothrix discifera* Kjellm. N. — Kjellman, 1877.

Probably = *Rosenvingiella polyrhiza*, see: F. Kjellman (1877, figs. 10—14).

* *U. flacca* (Dillw.) Thur. in Le Jol. W. — South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.
* *U. implexa* (Kütz.) Kütz. W. — Florczyk, Latała, 1989.
U. pseudoflacca Wille. W. — Svendsen, 1959; Florczyk, Latała, 1989.

Probably conspecific with *Ulothrix flacca*, see: G. Lokhorst (1978 : 207).

Chaetophoraceae

? *Chaetophora maritima* Kjellm. W N. — Kjellman, 1877, 1883; South, Tittley, 1986.

Ulvellaceae

** *Acrochaete repens* N. Pringsh. Isfjorden.
Pringsheimiella scutata (Reinke) Hoehnel ex Marchew. W. — Florczyk, Latała, 1989.
** *Pseudopringscheimia confluens* (Rosenv.) Wille. Isfjorden.
** *Syncoryne reinkei* Nielsen et Pedersen. Isfjorden.

Acrosiphoniaceae

Acrosiphonia arcta (Dillw.) J. Ag. S W N. — Florczyk, Latała, 1989. *Conferva arcta* and *C. glomerata marina* — Agardh, 1862, 1868a. *Cladophora arcta* — Heuglin, 1874; Kjellman, 1875a, 1877; Summerhayes, Elton, 1923. *Spongomorpha arcta* — Kjellman, 1883; South, Tittley, 1986.
** *A. flagellata* Kjellm. Isfjorden.
** *A. incurva* Kjellm. Isfjorden.
* *A. sonderi* (Kütz.) Kornm. W. — *A. duriuscula* — Florczyk, Latała, 1989.
* *Urospora elongata* (Rosenv.) Hagem. W. — Florczyk, Latała, 1989.

U. penicilliformis (Roth) Aresch. S W N. — Kjellman, 1877, 1883; Svendsen, 1959; Зинова, 1961a; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *Conferva hormoides* — Agardh, 1862, 1968a; Heuglin, 1874.

U. wormskjoldii (Mert. in Hornem.) Rosenv. W. — South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

Monostromataceae

Blidingia marginata (J. Ag.) Dang. — South, Tittley, 1986.

Presumably related to *Blidingia minima*.

B. minima (Näg ex Kütz.) Kylin [incl. f. *subsalsa* (Kjellm.) Vinogr.]. S W N. — Florczyk, Latała, 1989. *B. ? subsalsa* — South, Tittley, 1986. *Enteromorpha clathrata*, *E. confervoides* — Agardh, 1868a. *E. arctica* — Agardh, 1882—1883. *E. clathrata* f. *uncinata* — Kjellman, 1877. *E. micrococca* f. *subsalsa* — Kjellman, 1883.

For comments on taxonomy and nomenclature of f. *subsalsa* see: Виноградова (1974 : 51), of J. Agardh's *E. arctica* — see: C. Bliding (1963 : 39).

? *Monostroma lubricum* Kjellm. W N. — Kjellman, 1877, 1883; South, Tittley, 1986.

Probably this record is related to *Monostroma grevillei* (Thur.) Wittr.

Ulvaceae

Enteromorpha compressa (L.) Grev. W N. — Kjellman, 1883; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986. *E. intestinalis* — Agardh, 1862, 1968a. *E. intestinalis* f. *compressa* — Kjellman, 1877.

Most probably included in *E. prolifera*.

* *E. prolifera* (O. F. Müll.) J. Ag. W. — Florczyk, Latała, 1989.

Percursaria percursa (Ag.) Bory. W. — South, Tittley, 1986. *Enteromorpha percursa* — Postels, Ruprecht, 1840. *Diplonema percursa* — Kjellman, 1883.

* *Ulva lactuca* L. S W N. — Kjellman, 1877; South, Tittley, 1986. *U. latissima* — Kjellman, 1875a. *U. crassa* — Kjellman, 1877, 1883.

See: Kjellman (1883 : 293), Bliding (1968 : 544).

* *Ulvaria obscura* (Kütz.) Gayral. W N. — South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *Monostroma fuscum* and *M. blyttii* — Kjellman, 1877, 1883; Зинова, 1961a. *Ulva lactuca* — Agardh, 1868a.

Prasiolaceae

Prasiola crispa (Lightf.) Menegh. — Lagerstedt, 1869; Heuglin, 1874. *Ulva crispa* — Agardh, 1968a?

P. fluviatilis (Sommerf.) Aresch. ? — Lagerstedt, 1869.

Xanthophyta

Vaucheriaceae

** *Vaucheria subsimplex* P. Crouan et H. Crouan. Hornsund fjord.

Phaeophyta

Ectocarpaceae

Ectocarpus confervoides (Roth) Le Jol. W. — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953; Svendsen, 1959.

Probably = *Ectocarpus siliculosus.*

* *E. siliculosus* (Dillw.) Lyngb. S W. — Agardh, 1868a; Зинова, 1961a; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

Feldmannia irregularis (Kütz.) Hamel — South, Tittley, 1986.

** *Gononema aecidioides* (Rosenv.) P. Pedersen. Isfjorden.

Hincksia ovata (Kjellm.) Silva. W. — South, Tittley, 1986. *Ectocarpus ovatus* — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906.

** *Phaeostroma pustulosum* Kuck. Isfjorden.

* *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm. S W N. — Kjellman, 1875a, 1877, 1883; Simmons, 1906; Summerhayes, Elton, 1923; Svendsen, 1959; Зинова, 1961a; Dizerbo, 1969; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *Ectocarpus littoralis* — Agardh, 1868a. *E. firmus* — Heuglin, 1874.

* *P. varia* Kjellm. W N. — Kjellman, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986. *Ectocarpus vidovichii* — Heuglin, 1874.

See: P. Pedersen (1984 : 16).

Pleurocladia lacustris A. Braun — South, Tittley, 1986.

** *Sorocarpus micromorus* (Bory) Silva. Isfjorden.

Ralfsiaceae

Pseudolithoderma extensum (P. Crouan et H. Crouan) Lund. W N. — South, Tittley, 1986. *Lithoderma extensum* — Зинова, 1953. *L. fatiscens* — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906. *Ralfsia* sp. — Kjellman, 1875a.

**Pseudolithoderma rosenvingii* (Waern) Lund. W. — South, Tittley, 1986.

Myrionemataceae

** *Dermatocelis laminariae* Rosenv. Isfjorden.

** *Myrionema corunnae* Sauv. Isfjorden.

Elachistaceae

* *Elachista fucicola* (Velley) Aresch. W N. — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953; Svendsen, 1959 (incl. *E. lubrica*); South, Tittley, 1986 (incl. *E. lubrica*); Florczyk, Latała, 1989 (incl. *E. lubrica*).

* *E. lubrica* Rupr. W N. — Kjellman, 1875a, 1877, 1883; Зинова, 1953.

Systematic position uncertain. Pedersen (1979, 1984) considers this species as conspecific with *E. fucicola.*

Elachista stellaris Aresch. ? — South, Tittley, 1986. *Symphoricoccus stellaris* — Зинова, 1961a.

Presumably record of А. Д. Зинова (1961a) is dubious. One of two specimens that she refers to (N 15) is misidentified, another (N 26) — is absent.

Chordariaceae

* *Chordaria flagelliformis* (O. F. Müll.) Ag. S W N. — Agardh, 1862, 1868a; Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

Mesogloia vermiculata (Smith) Le Jol. ? W. — Svendsen, 1959 (?); South, Tittley, 1986.

** *Saundersella simplex* (Saund.) Kylin. Isfjorden. — Виноградова, 1995.

Probably this species was recorded by P. Svendsen (1959) as *Asperococcus* sp.

Tilopteridaceae

* *Haplospora globosa* Kjellm. W N. — Kjellman, 1877, 1883; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986. *Scaphospora arctica* — Simmons, 1906; Зинова, 1961a.

Sphacelariaceae

* *Sphacelaria arctica* Harv. W N. — Kjellman, 1875a, 1877, 1883; Зинова, 1953; Prud'homme van Reine, 1982; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *S. racemosa* — Simmons, 1906 (probably).

* *S. plumosa* Lyngb. S W N. — Agardh, 1862, 1968a; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *Chaetopteris plumosa* — Kjellman, 1875a, 1877, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953, 1961a; Svendsen, 1959.

S. radicans (Dillw.) Ag. — Зинова, 1953; Prud'homme van Reine, 1982; South, Tittley, 1986.

Desmarestiaceae

* *Desmarestia aculeata* (L.) Lamour. W N. — Postels, Ruprecht, 1840; Agardh, 1862, 1868a,b; Heuglin, 1874; Kjellman, 1875a, 1877, 1883; Reinsch, 1888; Simmons, 1906; Summerhayes, Elton, 1923; Зинова, 1953, 1961a; Taylor, 1954; Svendsen, 1959; Киреева, 1964; Dizerbo, 1969; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

* *D. viridis* (O. F. Müll.) Lamour. W N. — Kjellman, 1875a; Simmons, 1906; Зинова, 1953; Svendsen, 1959; Dizerbo, 1969; South, Tittley, 1986. *Dichloria viridis* — Agardh, 1868b; Kjellman, 1877, 1883.

Striariaceae

Isthmoplea sphaerophora (Carm.) Kjellm. W. — Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986.

* *Stictyosiphon tortilis* (Rupr.) Reinke. W N. — Зинова, 1953; South, Tittley, 1986. *S. subarticulatus* — Зинова, 1953. *Phloeospora tortilis* and *P. subarticulata* — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Summerhayes, Elton, 1923. *Dictyosiphon* sp. — Kjellman, 1875a.

Delamareaceae

Delamarea attenuata (Kjellm.) Rosenv. W N E. — Зинова, 1953, 1954; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986. *Scytosiphon attenuatus* — Kjellman, 1883. *Dictyosiphon* (*Coilonema*) *chordaria* f. *simpliciuscula* — Kjellman, 1877.

Punctariaceae

Punctaria latifolia Grev. W. — South, Tittley, 1986. *P. plantaginea* — Kjellman, 1877, 1883; Зинова, 1953; Simmons, 1906.

Pogotrichaceae

Omphallophyllum ulvaceum Rosenv. — А. Зинова, 1953; Е. Зинова, 1956.

Dictyosiphonaceae

Dictyosiphon chordaria Aresch. W. — Kjellman, 1877; Зинова, 1953; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986.

D. cf. *corymbosus* Kjellm. W. — Svendsen, 1959.

* *D. foeniculaceus* (Huds.) Grev. W N. — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Summerhayes, Elton, 1923; Зинова, 1953. Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

D. hippuroides (Lyngb.) Kütz. W N. — Kjellman, 1877, 1883; Зинова, 1953.

Probably = *D. foeniculaceus* judging from the specimen of Kjellman from Fairhavn.

* *D. hispidus* Kjellm. W N. — Kjellman, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953. *D. foeniculaceus* subsp. *hispidus* — Kjellman, 1877.

All species of *Dictyosiphon* in the Spitsbergen flora require taxonomic revision.

Scytosiphonaceae

* *Petalonia zosterifolia* (Reinke) O. Kuntze. W. — Florczyk, Latała, 1989.

Scytosiphon lomentaria (Lyngb.) Link. ? — South, Tittley, 1986.

Chordaceae

* *Chorda filum* (L.) Lamour. W N. — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986. *Scytosiphon filum* — Agardh, 1862, 1868b.

* *C. tomentosa* Lyngb. W. — Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

Laminariaceae

* *Laminaria digitata* (Huds.) Lamour. W N. — Postels, Ruprecht, 1840; Agardh, 1862, 1868a, b; Kjellman, 1875a, 1877, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953, 1961a; Dizerbo, 1969; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *L. cucullata* — Dizerbo, 1969; Florczyk, Latała, 1989. *L. hyperborea* — Dizerbo, 1969. *L. fissilis* — Agardh, 1868b; Kjellman, 1877; Зинова, 1953.

L. nigripes J. Ag. — Agardh, 1868b; Kjellman, 1877; Щапова, 1948; Зинова, 1953.

Relationship with *L. digitata* requires further investigation.

* *L. saccharina* (L.) Lamour W N E. — Postels, Ruprecht, 1840; Agardh, 1868a; Heuglin, 1874; Зинова, 1953, 1961a; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *L. agardhii* — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Щапова, 1948; Зинова, 1953. *L. caperata* — Agardh, 1868a; Kjellman, 1875a. *L. longicruris* — Agardh, 1862, 1868a.

* *L. solidungula* J. Ag. W N. — Agardh, 1868a,b; Kjellman, 1875a, 1877, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953; Taylor, 1954; Svendsen, 1959; Dizerbo, 1969; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

* *Sacchorhiza dermatodea* (De la Pyl.) J. Ag. W N. — Agardh, 1868b; Kjellman, 1877; South, Tittley, 1986. *Phyllaria dermatodea* — Kjellman, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953; Svendsen, 1959. *P. lorea* — Kjellman, 1883; Зинова, 1953; Florczyk, Latała, 1989. *Laminaria dermatodea* — Agardh, 1868a.

Alariaceae

* *Alaria esculenta* (L.) Grev. W N. — Agardh, 1968a; Kjellman, 1875a, 1883;

Simmons, 1906; Зинова, 1953; South, Tittley, 1986. *A. dolichorachis* — Yendo, 1919.

? *A. grandifolia* J. Ag. W N. — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Yendo, 1919; Зинова, 1953; Svendsen, 1959; Widdowson, 1971; Florczyk, Latała, 1989.

Most probably = *A. esculenta.*

? *A. membranacea* J. Ag. S W. — Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1953, 1961a; Florczyk, Latała, 1989. *A. pylaii* — Agardh, 1868a,b; Зинова, 1953.

Most probably conspecific with *A. esculenta.*

Fucaceae

* *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. W N. — Simmons, 1906; Зинова, 1953; Taylor, 1954; South, Tittley, 1986. *Ozothalia nodosa* — Kjellman, 1877, 1883. *Fucodium nodosum* — Agardh, 1868a.

Fucus ceranoides L. S W. — Kjellman, 1883; South, Tittley, 1986. *F. harveyanus* — Agardh, 1868a,b.

* *F. distichus* L. emend. Powell. W N. — Svendsen, 1959; Dizerbo, 1969; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *F. bursigerus* — Agardh, 1868b. *F. evanescens* — Agardh, 1868b; Kjellman, 1875a, 1877, 1883; Зинова, 1953, 1961a; Taylor, 1954; South, Tittley, 1986. *F. inflatus* — Simmons, 1906. *F. miclonensis* — Agardh, 1868b; Kjellman, 1877; Зинова, 1953. *F. vesiculosus* — Sommerfelt, 1832; Agardh, 1862, 1868a.

F. serratus L. — Agardh, 1868a; Kjellman, 1877, 1883; Simmons, 1906; Summerhayes, Elton, 1923; Зинова, 1953; South, Tittley, 1986.

F. vesiculosus L. ? — Postels, Ruprecht, 1840; South, Tittley, 1986.

See: Kjellman (1883 : 200).

Rhodophyta

Erythropeltidaceae

Erythrotrichopeltis boryana (Mont.) Kornm. — South, Tittley, 1986.

Porphyropsis coccinea (J. Ag. ex Aresch.) Rosenv. — South, Tittley, 1986.

Bangiaceae

Porphyra amplissima (Kjellm.) Setch. et Hus. ? W. — Зинова, 1961a; South, Tittley, 1986.

Specimen (N 16) which Зинова (1961a) refers to is absent. Probably = *P. miniata.* Requires reinvestigation.

* *P. miniata* (Ag.) Ag. W N. — Kjellman, 1875b; Agardh, 1882—1883; Simmons, 1906; Зинова, 1955; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986. *Diploderma miniatum* — Kjellman, 1883.

Audouinellaceae

* *Audouinella efflorescens* (J. Ag.) Papenf. W N. — Зинова, 1955; South, Tittley, 1986. *Chantransia efflorescens* — Kjellman, 1875b; Simmons, 1906.

* *A. membranacea* (Magnus) Papenf. W. — South, Tittley, 1986. *Rhodochorton membranaceum* — Svendsen, 1959.

** *A. parvula* (Kylin) Dixon. Isfjorden.

** *A. polyblasta* (Rosenv.) J. Price. Isfjorden.

* *A. purpurea* (Lightf.) Woelk. W N. — South, Tittley, 1986. *Rhodochorton inter-*

medium — Kjellman, 1883. *R. purpureum* — Зинова, 1955. *R. rothii* — Kjellman, 1883; Simmons, 1906. *Thamnidium intermedium, T. rothii* — Kjellman, 1875b.

* *A. spetsbergensis* (Kjellm.) Woelk. W N. — South, Tittley 1986. *Rhodochorton mesocarpum* f. *penicilliformis* — Kjellman, 1875b. *R. penicilliforme* — Simmons, 1906; Зинова, 1955. *R. spetsbergense* — Kjellman, 1883; Florczyk, Latała, 1989. *Thamnidium mesocarpum* f. *penicilliformis, T. spetsbergense* — Kjellman, 1875b.

Palmariaceae

* *Devaleraea ramentacea* (L.) Guiry. S W N. — South, Tittley, 1986. *Gracilaria confervoides* — Agardh, 1868a. *Halosaccion ramentaceum* — Agardh, 1862, 1868a; Kjellman, 1875a,b, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1955, 1961a; Svendsen, 1959; Florczyk, Latała, 1989.

Most probably includes *Halosaccion arcticum* A. Zin. recorded for Spitsbergen by А. Д. Зинова (1955) and I. Florczyk, A. Latała (1989).

* *Palmaria palmata* (L.) O. Kuntze. S W N. — South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *Halymenia palmata* — Postels, Ruprecht, 1840. *Rhodymenia palmata* — Agardh, 1862, 1868a,b; Kjellman, 1875a,b, 1883; Зинова, 1955, 1961a; Svendsen, 1959; Dizerbo, 1969.

Dumontiaceae

Dilsea carnosa (Schmidel) Kuntze. W. — South, Tittley, 1986. *D. edulis* — Simmons, 1906; Зинова, 1955; Svendsen, 1959. *Sarcophyllis edulis* — Kjellman, 1883. *Schizymenia edulis* — Kjellman, 1875b.

D. integra (Kjellm.) Rosenv. W N. — Simmons, 1906; Зинова, 1955; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986. *Kallymenia* ? *integra* — Kjellman, 1875b. *Neodilsea integra* — Зинова, 1961a,б. *Sarcophyllis arctica* — Kjellman, 1883.

Dumontia contorta (Gmel.) Rupr. W. — Florczyk, Latała, 1989.

Choreocolacaceae

** *Harveyella mirabilis* (Reinsch) Schmitz et Reinke. Isfjorden.

Kallymeniaceae

Euthora cristata (Ag.) Ag. — Agardh, 1862, 1868a; Kjellman, 1875a,b, 1883; Simmons, 1906; Svendsen, 1959. *Callophyllis cristata* — South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

Hildenbrandiaceae

Hildenbrandia rubra (Sommerf.) Menegh. W. — South, Tittley, 1986. *H. prototypus* — Зинова, 1955; Svendsen, 1959. *H. rosea* — Kjellman, 1875b, 1883; Simmons, 1906.

Corallinaceae

Clathromorphum compactum (Kjellm.) Foslie — Simmons, 1906. *Lithothamnion compactum* — Зинова, 1955.

Leptophytum foecundum (Kjellm.) Adey. ? — *Lithothamnion foecundum* — Зинова, 1955.

Lithophyllum fasciculatum (Lamarck) Foslie — South, Tittley, 1986.

? *Lithothamnion flavescens* Kjellm. — Зинова, 1955.

Lithothamnion glaciale Kjellm. W N. — Kjellman, 1883; Simmons, 1906;

Зинова, 1955; South, Tittley, 1986. *L. calcareum* — Kjellman, 1875a. *L. colliculosum* — Simmons, 1906; Зинова, 1955. *L. fasciculatum* — Kjellman, 1875b.

Phymatolithon calcareum (Pall.) Adey. ? — *Lithothamnion calcareum* — Зинова, 1955.

See: *Lithothamnion glaciale.*

Phymatolithon polymorphum (L.) Foslie — South, Tittley, 1986.

Pneophyllum lejolisii (Rosan.) Chamberlain, N. — South, Tittley, 1986. *Melobesia lejolisii* — Kjellman, 1883. *Melobesia* sp. — Kjellman, 1875b.

Titanoderma pustulatum (Lamour.) Woelk. — South, Tittley, 1986.

Phyllophoraceae

* *Ahnfeltia plicata* (Huds.) Fries. W. — Kjellman, 1875b, 1883; Зинова, 1955; South, Tittley, 1986.

* *Phyllophora truncata* (Pall.) A. Zin. S W N. — South, Tittley, 1986. *P. brodiaei, P. interrupta* — Agardh, 1862, 1868a; Heuglin, 1874; Kjellman, 1875a,b, 1883; Simmons, 1906; Taylor, 1954; Зинова, 1955; Svendsen, 1959.

Furcellariaceae

Furcellaria lumbricalis (Huds.) Lamour. — South, Tittley, 1986. *F. fastigiata* — Agardh, 1868a; Kjellman, 1875b, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1955.

Solieriaceae

Turnerella pennyi (Harv.) Schmitz. W N. — Simmons, 1906; South, Tittley, 1986. *T. rosacea* — Simmons, 1906. *T. septentrionalis* — Зинова, 1955. *Halymenia rosacea* — Agardh, 1868b; Kjellman, 1875b. *Kallymenia rosacea* — Kjellman, 1883. *K. septentrionalis* — Kjellman, 1883.

See: G. South and R. Hooper (1972 : 221).

Cystocloniaceae

Fimbrifolium dichotomum (Lepech.) Hansen. S W N. — South, Tittley, 1986.• *Rhodophyllis dichotoma* — Kjellman, 1883; Simmons, 1906; Svendsen, 1959; Florczyk, Latała, 1989. *R. veprecula* — Agardh, 1868a; Kjellman, 1875b.

Rhodymeniaceae

Rhodymenia pertusa (P. et R.) J. Ag. ? — Kjellman, 1875b, 1883; Simmons, 1906; South, Tittley, 1986.

Most probably = *Palmaria palmata.*

Ceramiaceae

** *Ceramium circinatum* (Kütz.) J. Ag. Isfjorden, Hornsund fiord.

Presumably recorded as *C. tenuissimum* — Agardh (1868a), Зинова (1955) and as *C. rubrum* ex. p.

C. rubrum (Huds.) Ag. [= *C. nodulosum* (Lightf.) Ducl.] — Agardh, 1862, 1868a; Kjellman, 1875b, 1833; Simmons, 1906; Зинова, 1955; South, Tittley, 1986.

Requires reinvestigation. Probably all records of *Ceramium* belong to one species.

Pterothamnion plumula (Ellis) Nag. ? — South, Tittley, 1986.

Presumably absent in Spitsbergen. See: F. Kjellman (1883 : 180), A. Athanasiadis (1989 : 229).

* *Ptilota plumosa* (Huds.) Ag. (= *P. gunneri* Silva, Maggs et L. Irvine). W N. — Postels, Ruprecht, 1840; Agardh, 1862, 1868a; Heuglin, 1874; Kjellman, 1875b, 1883; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

See: C. Maggs, M. Hommersand (1993 : 39).

P. serrata Kütz. S W N. — Agardh, 1868a; Kjellman, 1875a,b; South, Tittley, 1986. *P. pectinata* — Kjellman, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1955; Svendsen, 1959; Dizerbo, 1969.

See: A. Whittick (1977 : 141).

* *Scagelia pylaisei* (Mont.) Wynne. W N. — South, Tittley, 1986; Athanasiadis, 1989. *Antithamnion boreale* — Kjellman, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1955; Svendsen, 1959. *A. plumula* — Kjellman, 1875a,b. *Callithamnion plumula* — Agardh, 1862, 1868a.

Probably includes *Pterothamnion plumula*.

Delesseriaceae

Membranoptera alata (Huds.) Stackh. W. — Florczyk, Latała, 1989. *Fucus alatus* — Postels, Ruprecht, 1840.

* *Pantoneura baerii* (P. et R.) Kylin. W N. — Зинова, 1955; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1989. *Delesseria baerii* — Agardh, 1862, 1868a; Kjellman, 1875b, 1883; Simmons, 1906.

* *Phycodrys rubens* (L.) Batt. S W N. — South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *P. sinuosa* — Зинова, 1955, 1961a; Svendsen, 1959. *Delesseria sinuosa* — Agardh, 1862, 1868a,b; Heuglin, 1874; Kjellman, 1875a,b, 1883; Simmons, 1906.

Rhodomelaceae

* *Odonthalia dentata* (L.) Lyngb. S W N. — Agardh, 1862, 1868a,b; Kjellman, 1875b, 1883; Simmons, 1906; Зинова, 1955, 1961a; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989.

* *Polysiphonia arctica* J. Ag. S W N. — Agardh, 1862, 1868a; Kjellman, 1875a,b, 1883; Simmons, 1906; Taylor, 1954; Зинова, 1955, 1961a; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *P. stricta* — Agardh, 1868a (?).

P. atrorubescens (Dillw.) Grev. [= *P. nigra* (Huds.) Batt.]. ? — Agardh, 1868b; Kjellman, 1875b.

P. elongata (Huds.) Spreng. ? — Agardh, 1868a; Kjellman, 1875b, 1883.

P. lanosa (L.) Tandy. ? — Taylor, 1954. *P. fastigiata* — Agardh, 1868a; Kjellman, 1875b, 1883 (?); Зинова, 1955.

Found only washed ashore.

* *P. nigrescens* (Huds.) Grev. W. — Florczyk, Latała, 1989.

* *P. urceolata* (Lightf.) Grev. W. — Heuglin, 1874; Зинова, 1955; Florczyk, Latała, 1989.

* *Rhodomela confervoides* (Huds.) Silva. W. — South, Tittley, 1986. *R. subfusca* — Зинова, 1955; Florczyk, Latała, 1989.

Most probably includes *R. lycopodioides*.

R. lycopodioides (L.) Ag. S W N. — Kjellman, 1875b, 1883; Simmons, 1906; Summerhayes, Elton, 1923; Taylor, 1954; Зинова, 1955; Svendsen, 1959; South, Tittley, 1986; Florczyk, Latała, 1989. *R. cladostephus* — Agardh, 1868b. *R. subfusca* — Agardh, 1862, 1868a; Kjellman, 1875b. *R. tenuissima* — Kjellman, 1875a,b. *Aphanarthron cladostephus* — Agardh, 1868b.

Requires taxonomic revision.

Виноградова К. Л. Ульвовые водоросли (*Chlorophyta*) морей СССР. Л., 1974. 165 с.

Виноградова К. Л. Определитель водорослей дальневосточных морей СССР. Зеленые водоросли. Л., 1979. 146 с.

Виноградова К. Л. Роды *Chaetomorpha* Kütz. и *Rhizoclonium* Kütz. (*Siphonocladales*) в северных морях СССР // Нов. сист. низш. раст. 1986. Т. 23. С. 13—25.

Виноградова К. Л. *Saundersella simplex* (*Chordariales, Phaeophyta*) in the Arctic ocean // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 4. С. 65—67.

Зинова А. Д. Определитель бурых водорослей северных морей СССР. М.—Л., 1953. 224 с.

Зинова А. Д. Новые семейство, род и вид у бурых водорослей // Тр. БИН АН СССР. Сер. II. 1954. Вып. 9. С. 223—244.

Зинова А. Д. Определитель красных водорослей северных морей СССР. М.—Л., 1955. 219 с.

Зинова А. Д. Список морских водорослей, собранных А. А. Бирулей у о. Шпицберген // Бот. матер. Отд. споровых раст. 1961а. Т. 14. С. 86—87.

Зинова А. Д. О красной водоросли *Dilsea integra* (Kjellm.) Rosenv. // Бот. матер. Отд. споровых раст. 1961б. Т. 14. С. 82—86.

Зинова Е. С. Водоросли Северного Ледовитого океана // Тр. БИН АН СССР. Сер. II.1956. Вып. 11. С. 39—51.

Киреева М. С. Скопления неприкрепленных красных водорослей в морях Советского Союза // Запасы морских растений и их использование. М., 1964. С. 3—25.

Щапова Т. Ф. Географическое распространение представителей порядка *Laminariales* в северной части Тихого океана // Тр. Ин-та океанологии. 1948. Т. 2. С. 89—138.

Agardh J. G. Om Spetsbergens Alger. Akademisk Program. Lund, 1862. 4 p.

Agardh J. G. Bidrag till kannedomen af Spetsbergens Alger // Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1868a. Bd 7. H. 8. S. 3—12.

Agardh J. G. Bidrag till kannedomen af Spetsbergens Alger. Tillagg till foregaende afhandling. Kongl. Svenska Vet.-Akad. Handl. 1868b. Bd 7. H. 8. S. 27—49.

Agardh J. G. Till algernas systematik, nya bidrag. VI. *Ulvaceae* // Lunds Univ. Årsskr. 1882—1883. T. 19. S. 1—177.

Athanasiadis A. Evolutionary biogeography of the North Atlantic antithamnioid algae // Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic. Berlin, 1989. P. 219—240.

Bliding C. A critical survey of european taxa in *Ulvales*. Pt 1. *Capsosiphon, Percursaria, Blidingia, Enteromorpha* // Opera Bot. 1963. Vol. 8. N 3. P. 1—160.

Bliding C. A critical survey of european taxa in *Ulvales*. II. *Ulva, Ulvaria, Monostroma, Kornmannia* // Bot. Notiser. 1968. Vol. 121. N 4. P. 535—629.

Dizerbo A. H. Algues du Spitsberg récoltées par l'expédition géographique Annick Moign (1964) // Rev. algol. N.S. 1969. T. 9. Fasc. 3. P. 297—298.

Florczyk I., Latała A. The phytobenthos of the Hornsund fiord, SW Spitsbergen // Polar research. 1989. Vol. 7. P. 29—41.

Heuglin M. Th. Beitrage zur Fauna, Flora und Geologie von Spitsbergen und Novaya Semlja. Braunschweig, 1874. 352 S.

Hoek C., van den. Revision of the european species of *Cladophora*. Leiden, 1963. 247 p.

Kjellman F. R. Végétation hivernale des Algues à Mosselbay (Spitsberg), d'après les observations faites pendant l'expédition polaire suédoise en 1872—1873 // Compt. rend. Acad. Sci. Paris. 1875. T. 80. P. 474—476.

Kjellman F. R. Om Spitsbergens marina, klorofyllforande Thallophyter. I // Bih. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 1875b. Bd 3. H. 7. S. 1—34.

Kjellman F. R. Om Spitsbergens marina, klorofyllforande Thallophyter. II // Bih. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 1877. Bd 4. H. 6. S. 1—61.

Kjellman F. R. The algae of the Arctic sea. Stockholm, 1883. 350 p.

Lagerstedt N. Om algslagtet Prasiola. Forsok till en Monographi. Upsala, 1869. 42 p.

Lokhorst G. M. Taxonomic studies on the marine and brackish-water species of *Ulothrix* (*Ulotrichales, Chlorophyceae*) in western Europe // Blumea. 1978. Vol. 24. P. 191—299.

Maggs C. A., Hommersand M. H. Seaweeds of the British Isles. Vol. 1. Pt 3A. *Ceramiales*. London, 1993. 444 p.

Pedersen P. M. Culture studies on the brown algae *Halothrix lumbricalis* and *Elachista fucicola* (*Elachistaceae*) // Bot. Notiser. 1979. Vol. 132. N 1. P. 151—159.

Pedersen P. M. Studies on primitive brown algae (*Fucophyceae*) // Opera Bot. 1984. Vol. 29. N 74. P. 1—76.

Postels A., Ruprecht F. Illustrationes Algarum Oceani Pacifici imprimis septemtrionalis. Petropoli, 1840. 22 p.

Prud'homme van Reine W.F. A taxonomic revision of the european *Sphacelariaceae* (*Sphacelariales, Phaeophyceae*) // Leiden bot. series. 1982. Vol. 6. P. 1—293.

Reinsch P. F. Ueber einige neue Desmarestien // Flora. 1888. Vol. 46 (71). P. 188—192.

Simmons H. G. Remarks about the relations of the floras of the Northern Atlantic, the Polar sea, and the Northern Pacific // Beih. Bot. Centralbl. 1906. Bd 19. Abt. 2. S. 149—194.

Sommerfelt Ch. Bidrag till Spetsbergens og Beeren Eilands Flora efter Herbarier, medbragte af M. Keihau // Magaz. Naturvidensk. 1832. 2 Raekkes. Bind 1.

South G. R., Hooper R. G. The life history of *Turnerella pennyi* (Harv.) Schmitz // Br. Phycol. J. 1972. Vol. 7. P. 221—233.

South G. R., Tittley I. A checklist and distributional index of the benthic marine algae of the North Atlantic ocean. St. Andrews—London, 1986. 76 p.

Summerhayes V. S., Elton C.S. Contributions to the ecology of Spitzbergen and Bear island // J. Ecol. 1923. Vol. 11. P. 214—286.

Svendsen P. The algal vegetation of Spitsbergen. A survey of the marine algal flora of the outer part of Isfjorden // Norsk. Polarinst. Skr. 1959. N 116. P. 1—49.

Taylor W. R. Algae: non-planctonic. The cryptogamic flora of the Arctic // Bot. Rev. 1954. Vol. 20. N 6-7. P. 363—399.

Whittick A. A nomenclatural note on *Ptilota serrata* Kütz. Taxon. 1977. Vol. 26. P. 141.

Widdowson T. B. A taxonomic revision of the genus *Alaria* Greville // Syesis. 1971. Vol. 4. P. 11—49.

Yendo K. A monograph of the genus *Alaria* // J. Coll. Sci. Tokyo Imp. Univ. 1919. Vol. 43. N 1. P. 1—145.

Komarov Botanical Institute
Russian Academy of Sciences
St. Petersburg

Received 28 XII 1994

РЕЗЮМЕ

Аннотированный список морских водорослей Шпицбергена (*Chlorophyta, Xanthophyta, Phaeophyta* и *Rhodophyta*) содержит 142 вида, из них 18 видов отмечены впервые.

УДК 582.34 : 581.9(571.66)

И. В. Чернядьева

К ФЛОРЕ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ МХОВ ПОЛУОСТРОВА КАМЧАТКА

I. V. CZERNYADJEVA. ON THE MOSS FLORA OF KAMCHATKA PENINSULA

Приведен флористический список листостебельных мхов, собранных в Южно-Камчатском заказнике и в окр. пос. Оссора (север п-ова Камчатка). В списке насчитывается 173 вида, из них новых: 53 — для Камчатки, 2 — для России, 1 — для Евразии. Указано распределение видов по типам местообитаний, описан моховой покров различных типов растительных сообществ. Приведены диагнозы 2 видов, новых для России.

Бриофлора п-ова Камчатка до настоящего времени остается недостаточно изученной. Первые сведения о мохообразных Камчатки были опубликованы в работах G. Wahlenberg (1811), E. Melin (1924), H. Moeller (1927) и H. Arnell (1927). Сфагновые и некоторые семейства зеленых мхов Камчатки изучала Л. И. Савич (1932, 1934). Наиболее полно бриофиты Камчатки представлены в работе H. Persson (1970), где автор обобщил все имеющиеся сведения.





Карта-схема района исследований.

За последние годы появилось несколько публикаций, посвященных мхам Камчатки: М. С. Боч и Е. О. Кузьмина (1991) приводят 27 видов рода *Sphagnum*, собранных практически из всех районов Камчатки; Г. В. Вьюнова (1991) указывает 106 видов зеленых мхов, согласно результатам обработки коллекций из Северного, Западного и Срединного районов Камчатки, а также из окр. Авачинской бухты; В. Я. Черданцева (1993) отмечает 6 редких видов. С учетом всех литературных данных для Камчатки было известно около 210 видов листостебельных мхов.

Данная статья написана на основе материалов, собранных автором в июле—сентябре 1990 г. в Южно-Камчатском заказнике и в окр. пос. Оссора. Всего собрано и обработано свыше 1000 образцов листостебельных мхов, бóльшая часть сборов была сделана в Южно-Камчатском заказнике. Следует отметить, что раньше специальные бриологические исследования на территории заказника не проводились, и только в геоботанических работах имеются сведения о наиболее распространенных видах листостебельных мхов (Нешатаева, 1988; Нешатаева, Нешатаев, 1993).

Южно-Камчатский заказник расположен на самой южной оконечности п-ова Камчатка (51°20′с. ш., 156°45′в. д.) и по флористическому районированию относится к южнокамчатскому флористическому району (Харкевич, 1981). На территории заказника выделяются две физико-географические провинции — Западно-Камчатская низменность, тянущаяся вдоль берега Охотского моря, и вулканическое нагорье, сложенное изверженными породами, в рельефе которого преобладают вулканические конусы и лавовые плато.

Основные бриофлористические исследования проводились в центральной части заказника на склоне Кошелевского вулкана (высота вулкана 1812 м над ур. м.) в районе Нижнекошелевских гидротермальных источников. Отдельные сборы были проведены в кратере вулкана, вдоль русла р. Третьей, на побережье

Охотского моря в устьях рек Третьей и Четвертой, в окр. пос. Озерновского, а также на болотах Западно-Камчатской низменности у рек Камбальной и Теплой (см. рисунок).

Растительность вулканического плато подчинена высотной поясности. Выражены два основных пояса — стланиковый и тундровый; между ними прослеживается переходная полоса из субальпийских лугов, кустарничковых и кустарниковых группировок. В глубоких распадках в долинах рек расположены высокотравные луга.

На склонах гор, плоских поверхностях плато и в широких речных долинах широко распространены сообщества ольхового стланика из *Alnus kamtschatica.*[1] Преобладают травяные с *Glyceria alnasteretum, Maianthemum dilatatum, Dryopteris austriaca* и рододендроновые с *Rhododendron aureum* ольховники. Роль мхов в этих сообществах невелика, проективное покрытие (ПП) колеблется от 1—5 до 15 %. На почве и опаде преобладают *Brachythecium reflexum, Dicranum majus, Ptilium crista-castrensis*, в прикомлевой части стволов и гниющей древесине обычны *Hypnum pallescens, Plagiothecium denticulatum.* Всего здесь собрано 30 видов листостебельных мхов.

Кедровые стланики в исследованном районе покрывают значительно меньшие площади, чем ольховые, и приурочены к мезоолиготрофным увлажненным местообитаниям на высотах 400—800 м над ур. м. Встречаются кедровые стланики рододендроновые и низкотравные с *Coptis trifolia, Trientalis europaea* и др. Степень развития мохового покрова в них колеблется от 1—5 до 60—70 % ПП. Господствует *Pleurozium schreberi,* обильны *Dicranum majus, Drepanocladus uncinatus, Hylocomium splendens.* Всего в сообществах кедрового стланика зарегистрировано 24 вида листостебельных мхов.

Тундровые сообщества занимают основные пространства на вершинах плато и горных хребтов, а также верхнюю часть склонов на высотах 700—1000 м над ур. м. Преобладают кустарничковые тундры с господством *Arctous alpina, Rhododendron aureum, Vaccinium minus, V. uliginosum* и др. и лишайниково-кустарничковые тундры со значительным участием *Diapensia obovata.* Мхи значительной роли в сложении сообществ не играют, их ПП колеблется от 1 до 10 %. Наиболее обильны *Dicranum angustum, D. bonjeanii, Racomitrium lanuginosum, Polytrichastrum alpinum, Polytrichum hyperboreum.* Всего здесь собрано 48 видов.

В районе исследований широко распространены луговые сообщества. В поясе стлаников в местах с хорошим увлажнением (на перегибах рельефа, седловинах, берегах ручьев, присклоновых западинах) встречаются субальпийские луга с доминированием *Geranium erianthum, Parageum calthifolium, Solidago kurilensis* и др. В местообитаниях с более продолжительным залеганием снега к разнотравью присоединяется *Rhododendron camtschaticum.* Участие мхов в этих сообществах невелико — от 1—5 до 10—15 % ПП. Преобладают *Dicranum majus, Drepanocladus uncinatus, Hylocomium pyrenaicum, H. splendens, Racomitrium canescens.* В глубоких долинах рек и ручьев в условиях избыточного проточного увлажнения произрастают сообщества камчатского крупнотравья. Крупнотравные луга встречаются узкими полосами вдоль рек и представляют собой густые травостои высотой до 2.5 м, образованные *Filipenduletum camtschatica.* Моховой ярус фрагментарен, от 1 до 20 % ПП. Обычны *Brachythecium latifolium, B. reflexum, Bryhnia novae-angliae, Marschantia polymorpha.* Травяные сообщества с доминированием *Calamagrostis langsdorfii, Cirsium kamtschaticum* образуются на нарушенных участках (вдоль вездеходных дорог, на местах вырубок и гарей); здесь моховой покров практически отсутствует. Всего в луговых сообществах зарегистрировано 42 вида листостебельных мхов.

На склонах близ тающих снежников развиваются нивальные группировки,

---

[1] Названия сосудистых растений приведены по «Определителю сосудистых растений Камчатской области» (1981).

часто приуроченные к щебнисто-каменистым россыпям. Нивальные группировки характеризуются разреженным травяно-кустарничковым ярусом и по флористическому составу занимают промежуточное положение между лугами и тундрами. При увеличении увлажнения происходят процессы заболачивания и появляются элементы болотной растительности. Из 52 видов мхов, отмеченных здесь, наиболее обильны *Drepanocladus uncinatus, Polytrichum sexangulare, Philonotis fontana.*

Специфические моховые сообщества образуются по берегам ручьев. Мхи покрывают камни в воде и образуют плотные подушки шириной 30—50 см по берегу ручья. Во флористическом отношении это наиболее богатые местообитания, здесь встречено 77 видов листостебельных мхов. Наиболее обильно разрастаются на камнях по берегам ручьев *Racomitrium fasciculare*, *R. sudeticum*, на мелкоземе и щебне — *Brachythecium rivulare*, *Bryum schleicheri* var. *latifolium*, *Pohlia wahlenbergii.* Камни в воде обрастают *Hygrohypnum ochraceum*, *Schistidium rivulare.*

На исследованной территории широко распространены каменисто-щебнистые осыпи и скальные выходы. Бриофлора этих местообитаний очень своеобразна, здесь собрано 46 видов листостебельных мхов, из которых 7 в других местообитаниях не встречены. На обнаженной поверхности скал и камней произрастают *Andreaea rupestris*, *Grimmia alpestris*, *G. donniana*, в небольших трещинках и на щебнистых участках плотные дернинки образуют *Arctoa fulvella*, *Polytrichastrum alpinum*, *Racomitrium fasciculare*, *R. lanuginosum*, *R. sudeticum.*

Выделяются местообитания, связанные с нарушенными, обнаженными почвами. Это участки растительности, связанные с деятельностью человека (обочины дорог, места бывших буровых установок, заросшие кострища и т. д.), а также естественные оползни, обрывы, периодически заливаемые берега рек. Сюда же мы относим обнаженные почвы гидротермальных полей Нижнекошелевского и Верхнекошелевского гидротермальных месторождений. Всего в данных местообитаниях отмечено 28 видов листостебельных мхов. Помимо видов, обычных для обнаженной почвы, интересно отметить *Cratoneuron filicinum, Oligotrichum parallelum, O. hercynicum, Dichodontium pellucidum, Pohlia annotina, P. cardotii.*

Растительность Западно-Камчатской низменности, занимающей вдоль берега Охотского моря полосу шириной от 5 до 15 км, в основном представлена болотными сообществами. В исследованном районе в устьях рек Камбальной и Теплой распространены различные варианты осоковых, пушицевых, ситниковых и травяно-гипновых болот с многочисленными стоячими озерцами. Моховой ярус развит неравномерно — от 10—15 до 90—100 % ПП. Доминируют виды рода *Sphagnum* (*S. squarrosum, S. teres, S. warnstorfii*), а также *Aulacomnium palustre, A. turgidum, Cinclidium latifolium, Hylocomium splendens, Pseudobryum cinclidioides, Tomentypnum nitens.* В переувлажненных мочажинах сплошной покров образуют *Calliergon sarmentosum, Drepanocladus exannulatus, D. revolvens, Scorpidium scorpioides.* Всего на болотах зарегистрировано 43 вида листостебельных мхов.

Помимо Южно-Камчатского заказника, небольшие сборы были проведены в самой северной части п-ова Камчатка, в окр. пос. Оссора и в 30 км к западу от поселка у подножия горы Каспа. Рельеф исследованной местности гористый, средние высоты составляют 800—900 м над ур. м. Растительность представлена сочетанием ольховых и кедровых стлаников и ерниковых тундр. Вершины горных хребтов и верхнюю часть склонов покрывают горные кустарничковые тундры. В долинах рек развиты каменноберезовые леса из *Betula ermanii* и пойменные чозениевые рощи из *Chosenia arbutifolia.*

Далее представлен список листостебельных мхов центральной части Южно-Камчатского заказника и окр. пос. Оссора (см. таблицу). Виды рода *Racomitrium* были определены норвежским бриологом A. Frisvoll (University of Trondheim, Norwegia), за что автор приносит ему глубокую благодарность.

Список включает в себя 173 вида листостебельных мхов, относящихся к 3 подклассам, 25 семействам и 71 роду. К наиболее многочисленным семействам относятся *Dicranaceae* (26 видов), *Amblystegiaceae* (25), *Bryaceae* (15), *Polytrichaceae* (13), *Sphagnaceae* (12), *Brachytheciaceae* (11 видов). Наиболее крупными родами являются *Sphagnum* (12 видов), *Dicranum* (12), *Pohlia* (9), *Brachythecium* (8 видов).

92 вида было отмечено в окр. пос. Оссора и 158 видов — в Южно-Камчатском заказнике. Впервые для бриофлоры Камчатки указано 53 вида, из них *Pohlia cardotii* — для Евразии, а *Philonotis yezoana* и *Racomitrium muticum* — для России. Собран ряд редких и интересных видов: *Andreaea nivalis, Dicranoweisia intermedia, Isopterygium elegans, Plagiothecium plathyphyllum, Pseudoleskea patens, Racomitrium aciculare, Schistidium maritimum, Thamnobryum alopecurum, Ulota drummondii.*

Бóльшая часть представленных видов имеет широкое голарктическое распространение. Число мхов с более узким ареалом невелико, однако именно их нахождение на Камчатке представляет наибольший интерес. К видам азиатского распространения относятся *Trachycystis ussuriense* — вид, рассеянно произрастающий на территории от Японии до Кавказа, а также *Pogonatum japonicum*, который в основном распространен в юго-восточной части Азии (на юге Дальнего Востока, в Японии, Корее, Китае), на Камчатке проходит северная граница его ареала.

На Камчатке были собраны азиатско-американские виды *Philonotis yezoana* и *Racomitrium muticum,* приуроченные к западному побережью Северной Америки и единично встречающиеся в Японии и Корее, что свидетельствует о существовании флористических связей между Восточной Азией и Северной Америкой. Подробное описание *Philonotis yezoana* дано ранее (Чернядьева, 1995).

Особенно интересны находки на Камчатке вида *Pohlia carditii*, который до настоящего времени считался эндемиком западного побережья Северной Америки (Shaw, 1982). Этот вид был собран несколько раз на склоне Кошелевского вулкана на обнаженной почве нарушенного местообитания, на камнях со слоем почвы по берегам ручьев, на скалах и в нивальной группировке. Поскольку в отечественной литературе характеристики *Racomitrium muticum* и *Pohlia cardotii* отсутствуют, для этих видов приводятся краткие диагнозы.

Racomitrium muticum (Kindb. in Macoun) Frisvoll, 1983. — *R. brevipes* Kindb. in Maçoun var. *muticum* Kindb. in Macoun, 1890, Bull. Torr. Bot. Cl. 17 : 272. — *R. canescens* (Hedw.) Brid. var. *muticum* (Kindb. in Macoun) Macoun et Kindb. 1892, Cat. Canad. Pl. 6 : 77.

Стебель 2—7 см выс., коричневато-черноватый внизу и оливково-зеленоватый вверху, перисто-ветвистый до слабоветвистого. Листья 1.7—2.5 см дл., сухие — часто черепитчатые, скрученные на верхушке, треугольные до овально-ланцетных, постепенно суженные в узкий кончик, обычно без гиалинового кончика; слабокилеватые в верхней части, часто складчатые; край листа отогнут на 3/4 от основания. Жилка простая, сильная, четко отграничена, достигает 3/4 длины листа, ясно выступает на спинной стороне листа, папиллозная. Клетки пластинки листа в верхней части прямоугольные до квадратных, с низкими слабо развитыми папиллами, в нижней части листа линейные, папиллозные, с сильновыемчатыми стенками; в углах листа хорошо выражена группа из 4—6 желтоватых, округлых, вздутых, гладких клеток; вверх по краю листа протягивается небольшая полоса из 15—20 гладких округло-прямоугольных клеток.

От близких видов отличается неразвитым гиалиновым кончиком, простой, сильной жилкой, слабокилеватыми листьями, слабопапиллозными клетками в верхней части листа (по: Frisvoll, 1983).

Pohlia cardotii (Ren. in Ren. et Card.) Broth. 1903, in Engler et Prantl, Nat.

Список листостебельных мхов, выявленных в Южно-Камчатском заказнике и в окр. пос. Оссора

Виды	Местообитания										Спороношение
	Южно-Камчатский заказник									окр. пос. Оссора	
	о. с.	к. с.	тун.	луг.	н. гр.	б. р.	ск.	обн.	бол.		
Sphagnaceae											
Sphagnum angustifolium (Russ.) C. Jens.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
S. balticum (Russ.) C. Jens.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
S. capillifolium (Ehrh.) Hedw.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
S. centrale H. Arnell et C. Jens.	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–
S. compactum DC. in Lam. et DC.	–	–	+	–	+	+	–	–	–	–	–
S. fimbriatum Wils. in Wils. et Hook. f.	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–
S. girgensohnii Russ.	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–
S. magellanicum Brid.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
S. riparium Aongstr.	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–
S. squarrosum Crome	–	–	–	–	+	–	–	–	++	–	–
S. teres (Schimp.) Hartm.	–	–	–	–	–	–	–	–	++	–	–
S. warnstorfii Russ.	–	–	–	–	–	–	–	–	++	–	–
Andreaeaceae											
Andreaea nivalis Hook.	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	+
A. rupestris Hedw. var. *rupestris*	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+
A. rupestris var. *papillosa* (Lindb.) Podp.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+
Polytrichaceae											
Oligotrichum hercynicum (Hedw.) DC.	–	–	–	+	+	+	+	++	–	–	+
O. parallelum (Mitt.) Kindb.	–	–	–	–	–	++	+	+	–	–	+
Pogonatum dentatum (Brid.) Brid.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+
P. japonicum Sull. et Lesq.	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
P. urnigerum (Hedw.) P. Beauv.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G.L. Sm.	+	–	++	+	+	–	++	–	–	+	+
Polytrichum commune Hedw.	+	+	+	+	+	+	–	–	–	++	+
P. hyperboreum R. Br.	–	+	++	+	+	–	+	–	–	++	+
P. juniperinum Hedw.	+	+	++	+	+	+	–	–	–	++	+
P. longisetum Sw. ex Brid.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–

P. piliferum Hedw.	–	+	+	–	+	–	+	+	–	+	–
P. sexangulare Brid.	–	–	–	–	++	+	+	–	–	–	–
P. strictum Brid.	+	+	+	–	+	–	–	–	+	++	+
Ditrichaceae											
Ditrichum cylindricum (Hedw.) Grout	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
D. flexicaule (Schwaegr.) Hampe	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	+	+	++	+	+	–	+	+	–	++	+
Distichium capillaceum (Hedw.) B.S.G.	–	–	++	–	–	+	–	+	–	+	+
Dicranaceae											
Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	+
D. cf. *heteromalla* (Hedw.) Schimp.	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–
D. palustris (Dicks.) E. Warb.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
D. subulata (Hedw.) Schimp.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	+
Cynodontium strumiferum (Hedw.) Lindb.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Dicranoweisia crispula (Hedw.) Lindb.	–	–	+	–	–	+	+	–	–	+	+
D. intermedia Amman	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+
Oncophorus cf. *virens* (Hedw.) Brid.	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
O. wahlenbergii Brid.	+	–	+	+	+	+	–	–	+	+	+
Arctoa fulvella (Dicks.) B.S.G.	–	–	+	–	+	+	++	–	–	–	+
Kiaeria blyttii (Schimp.) Broth.	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	+
K. falcata (Hedw.) Hag.	–	–	–	–	+	+	+	–	–	–	+
K. starkei (Web. et Mohr) Hag.	–	–	+	+	+	–	–	–	–	–	+
Dicranum acutifolium (Lindb. et H. Arnell) Weinm.	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–
D. angustum Lindb.	–	–	++	+	–	–	–	–	+	+	+
D. bergeri Bland. in Starke	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
D. bonjeanii De Not.	+	–	++	+	–	–	–	–	–	–	–
D brevifolium (Lindb.) Lindb.	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–
D. congestum Brid.	+	–	+	+	+	–	–	–	–	++	–
D. elongatum Schleich. ex Schwaegr.	–	+	+	–	–	–	–	–	–	+	–
D. fragilifolium Lindb.	++	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
D. fuscescens Turn.	–	+	–	–	–	–	–	–	–	++	+
D. majus Sm.	++	+	+	++	–	–	–	–	++	++	–
D. scoparium Hedw.	–	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–

Виды	Местообитания										Спороношение
	Южно-Камчатский заказник									окр. пос. Оссора	
	о. с.	к. с.	тун.	луг.	н. гр.	б. р.	ск.	обн.	бол.		
Dicranum spadiceum Zett.	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–
Fissidentaceae											
Fissidens osmundoides Hedw.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Pottiaceae											
Desmatodon latifolius (Hedw.) Brid.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn. et al.	–	–	+	–	–	–	+	–	–	+	–
Oxystegus tenuirostris (Hook. et Tayl.) A.J.E. Smith	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Bryoerythrophyllum recurvirostre (Hedw.) Chen	+	–	+	–	–	–	–	+	–	–	+
Grimmiaceae											
Schistidium maritimum (Turn.) B.S.G.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+
S. rivulare (Brid.) Podp. var. *rivulare*	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	+
S. rivulare var. *latifolia* (Zett.) Crum et Anderson	–	–	–	–	–	++	–	–	–	+	+
Grimmia alpestris (Web. et Mohr) Nees	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	+
G. donniana Sm.	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	+
Racomitrium aciculare (Hedw.) Brid.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+
R. canescens (Hedw.) Brid.	–	–	+	++	+	+	–	–	–	+	–
R. fasciculare (Hedw.) Brid.	–	–	++	–	+	+	++	+	–	–	+
R. lanuginosum (Hedw.) Brid.	–	–	++	–	–	+	++	+	–	++	+
R. muticum (Kindb.) Frisvoll	–	–	+	–	+	+	+	–	–	–	–
R. sudeticum (Funck) B.S.G.	–	–	+	+	+	++	++	–	–	+	+
R. sudeticum f. *kindbergii* Frisvoll	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+
Funariaceae											
Funaria hygrometrica Hedw.	–	–	–	–	–	–	–	++	–	++	+
Splachnaceae											
Tayloria lingulata (Dicks.) Lindb.	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–

Tetraplodon mnioides (Hedw.) B.S.G.	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	+
Bryaceae											
Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wils.	–	–	–	+	–	+	–	++	–	++	+
Pohlia annotina (Hedw.) Lindb.	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–
P. bulbifera (Warnst.) Warnst.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
P. cardotii (Ren. et Card.) Broth.	–	–	–	–	+	+	+	+	–	–	+
P. cruda (Hedw.) Lindb.	+	+	+	+	+	+	++	+	–	++	+
P. crudoides (Sull. et Lesq.) Broth.	–	–	+	–	+	–	+	–	–	–	–
P. drummondii (C. Muell.) Andrews	–	–	+	–	–	+	–	+	–	+	–
P. filum (Schimp.) Mart.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
P. nutans (Hedw.) Lindb.	++	++	++	++	++	+	++	+	+	++	+
P. wahlenbergii (Web. et Mohr) Andrews in Grout	–	–	–	–	–	++	–	+	–	+	–
Bryum cyclophyllum s. l. (Schwaegr.) B.S.G.	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
B. imbricatum (Schwaegr.) B.S.G.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+
B. pseudotriquetrum (Hedw.) Gaertn. et al.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	+
B. schleicheri var. *latifolium* (Schwaegr.) Schimp.	–	–	–	–	–	++	–	–	–	–	–
B. weigelii Spreng. in Biehler	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Mniaceae											
Cinclidium latifolium Lindb.	–	–	–	– –	–	–	–	–	++	–	–
C. stygium Sw.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Rhizomnium andrewsianum (Streere) T. Kop.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
R. magnifolium (Horik.) T. Kop.	+	–	–	–	–	–	–	–	++	+	+
P. pseudopunctatum (Bruch et Schimp.) T. Kop.	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+	+
Plagiomnium ellipticum (Brid.) T. Kop.	–	–	–	–	–	+	–	–	+	+	–
P. medium subsp. *curvatulum* (Lindb.) T. Kop.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Trachycystis ussuriense (Maack et Regel) T. Kop.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Pseudobryum cinclidioides (Hueb.) T. Kop.	–	–	–	–	–	+	–	–	++	+	–
Aulacomniaceae											
Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.	–	–	–	–	+	+	–	–	++	++	+
A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.	–	–	–	–	+	+	–	–	++	++	–
Meesiaceae											
Paludella squarrosa (Hedw.) Brid.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Meesia triquetra (Richter) Aongstr.	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–	+

Продолжение таблицы

Виды	Местообитания										Спороношение
	Южно-Камчатский заказник									окр. пос. Ос-сора	
	о. с.	к. с.	тун.	луг.	н. гр.	б. р.	ск.	обн.	бол.		
Bartramiaceae											
Conostomum tetragonum (Hedw.) Lindb.	–	–	+	–	+	–	–	–	–	+	+
Bartramia ithyphylla Brid.	–	–	–	–	+	–	+	–	–	+	+
Philonotis caespitosa Jor.	–	–	–	–	–	+	–	+	–	+	–
P. fontana (Hedw.) Brid.	–	–	–	–	++	+	–	–	–	+	–
P. tomentella Mol.	–	–	–	–	+	+	–	+	–	+	–
P. yezoana Besch. et Card. ex Card.	–	–	+	–	–	+	–	–	–	–	+
Orthotrichaceae											
Ulota drummondii (Hook. et Grev.) Brid.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
Climaciaceae											
Climacium dendroides (Hedw.) Web. et Mohr	+	–	–	–	–	–	–	–	++	++	–
Thamnobryaceae											
Thamnobryum alopecurum (Hedw.) Gang.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Leskeaceae											
Leskea polycarpa Hedw.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Pseudoleskea incurvata (Hedw.) Loeske	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
P. patens (Lindb.) Kindb.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	+
P. radicosa (Mitt.) Kindb. in Macoun	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
Thuidiaceae											
Abietinella abietina (Hedw.) Fleisch.	+	+	++	+	–	–	+	–	–	++	–
Helodium blandowii (Web. et Mohr) Warnst.	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Amblystegiaceae											
Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce	–	–	–	+	–	+	+	+	–	+	–
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–

C. polygamum (B.S.G.) C. Jens.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
C. sommerfeltii (Myr.) J. Lange	+	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
C. stellatum (Hedw.) C. Jens.	–	–	–	–	–	–	–	–	++	+	–
C. zemliae C. Jens.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Amblystegium riparium (Hedw.) Schimp.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
A. saxatile Schimp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
A. serpens (Hedw.) Schimp. in B.S.G.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
D. exannulatus (Guemb.) Warnst. var. *exannulatus*	–	–	–	–	–	–	–	–	++	+	–
D. exannulatus var. *tundrae* (H. Arnell) Dietz.	–	–	–	–	+	+	–	–	–	+	–
D. fluitans (Hedw.) Warnst.	–	–	–	–	–	+	–	–	+	–	–
D. pseudostramineus (C. Muell.) G. Roth	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–
D. revolvens (Sm.) Warnst.	–	–	–	+	+	+	–	–	++	++	–
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.	++	++	++	++	++	+	+	–	+	++	+
Hygrohypnum alpinum (Lindb.) Loeske	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
H. duriusculum (De Not.) Jamieson	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
H. molle (Hedw.) Loeske	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
H. ochraceum (Turn. ex Wils.) Loeske	–	–	–	–	–	++	–	–	–	++	+
Scorpidium scorpioides (Hedw.) Limpr.	–	–	–	–	–	–	–	–	++	–	–
Calliergon cordifolium (Hedw.) Kindb.	–	–	–	–	+	+	–	–	+	+	–
C. richardsonii (Mitt.) Kindb. in Warnst.	–	–	–	–	–	–	–	–	++	–	–
C. sarmentosum (Wahlenb.) Kindb.	–	–	–	–	+	+	–	–	++	++	–
C. stramineum (Brid.) Kindb.	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–
Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Brachytheciaceae											
Eurhynchium pulchellum (Hedw.) Jenn.	–	–	++	+	–	–	+	–	–	–	–
Bryhnia novae-angliae (Sull. et Lesq.) Grout	+	–	+	+	–	+	+	–	–	–	–
Brachythecium latifolium Kindb.	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
B. mildeanum (Schimp.) Milde	–	–	–	+	–	–	–	–	+	–	+
B. reflexum (Starke in Web. et Mohr) B.S.G.	++	++	+	++	+	–	–	–	+	++	+
B. rivulare B.S.G.	–	–	–	–	–	++	–	–	–	–	+
B. cf. *rutabulum* (Hedw.) B.S.G.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
B. salebrosum (Web. et Mohr) B.S.G.	+	+	–	+	–	–	–	–	–	+	–
B. starkei (Brid.) B.S.G.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
B. turgidum (Hartm.) Kindb.	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+

Продолжение таблицы

Виды	Местообитания										Спороношение
	Южно-Камчатский заказник									окр. пос. Ос-сора	
	о. с.	к. с.	тун.	луг.	н. гр.	б. р.	ск.	обн.	бол.		
Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske	–	–	–	–	+	–	–	–	++	+	–
Plagiotheciaceae											
Pagiothecium cavifolium (Brid.) Iwats.	+	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
P. denticulatum (Hedw.) B.S.G.	++	+	–	+	+	+	–	–	–	++	+
P. laetum B.S.G.	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	+
P. nemorale (Mitt.) Jaeq.	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
P. plathyphyllum Moenk.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Herzogiella striatella (Brid.) Iwats.	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+
Hypnaceae											
Hypnum lindbergii Mitt.	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–
H. pallescens (Hedw.) P. Beauv.	++	++	–	–	–	–	–	–	–	++	+
H. plicatulum (Lindb.) Jaeq.	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–
H. pratense Koch ex Spruce	–	–	–	+	–	–	+	–	–	+	–
Isopterygium elegans (Brid.) Lindb.	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not.	++	+	+	+	–	–	–	–	–	+	–
Hylocomiaceae											
Hylocomium pyrenaicum (Spruce) Lindb.	–	–	–	++	+	+	+	–	–	–	–
H. splendens (Hedw.) B.S.G.	++	++	++	++	++	+	+	+	++	++	+
Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt.	++	++	++	++	+	–	+	–	+	++	+
Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst.	–	–	–	+	–	+	–	–	++	+	–
R. subpinnatus (Lindb.) T. Kop.	–	+	–	+	+	+	–	–	+	+	–
R. triquetrus (Hedw.) Warnst.	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb.	–	–	++	+	–	–	–	–	–	+	–

Примечание. Местообитания: о. с. — ольховый стланик, к. с. — кедровый стланик, тун. — горные тундры, луг. — луговые сообщества, н. гр. — нивальные группировки, б. р. — берега ручьев, ск. — скалы, обн. — обнаженная почва нарушенных местообитаний, бол. — болота. Встречаемость видов: «–» — не встречен, «+» — встречен 1—7 раз в соответствующем местообитании, «++» — встречен более 7 раз в соответствующем местообитании. Спороношение видов: «+» — спороносит, «–» — не спороносит.

Pfl. 1(3) : 547. — *Webera cardotii* Ren. in Ren. et Card. 1888, Rev. Bryol. 15 : 71. — *Pohlia porosa* H. Lindb. 1900, Bull. Torr. Bot. Cl. 27 : 318, 321.

Растение средних размеров до сильного. Стебель от 6—10 до 25—30 мм выс., густо облиственный. Листья прямостоячие, густо черепитчато сидящие, ланцетные до овально-ланцетных, 1.1—2.0 мм дл., заостренные до туповатых, край листа сильно отвернут от основания почти до верхушки, цельный или на верхушке слабозубчатый. Жилка сильная, очень широкая в основании листа, кончается ниже верхушки листа или слабо выступает у верхних листьев. Клетки листа короткие, особенно в верхней части листа, 15—35 × 6—10 мкм, округлоромбоидальные до прямоугольных, толстостенные, пористые. Двудомный. Ножка 1.5—2.0 см дл. Коробочка прямостоячая, симметричная, с короткой шейкой, 2.8—3.8 мм дл. Перистом хорошо развит, зубцы экзостома желтые, тонкопапиллозные, окаймленные; эндостом гиалиновый, ломкий, частично прикреплен к зубцам экзостома; базальная мембрана низкая, сегменты узкие, реснички слабо развитые до отсутствующих.

Хорошо отличается от других видов этого рода прямостоячей коробочкой с хорошо развитым перистомом, черепитчатыми листьями с сильно отвернутыми краями, сильной жилкой и укороченными толстостенными пористыми клетками листа.

Примечание. В данном списке приведен вид *Hygrohypnum alpinum* (Lindb.) Loeske. М. С. Игнатов и О. М. Афонина (1992) исключили его из флоры территории бывшего СССР. Имеющийся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН материал по этому виду был критически изучен монографом этого рода D. W. Jamieson, и все образцы были им отнесены к *H. duriusculum*. Других достоверных указаний на нахождение *H. alpinum* на территории России нет. Собранные на Камчатке образцы отличаются по ряду признаков (по форме листа, листорасположению, группе угловых клеток) от *H. duriusculum* и укладываются в рамки *H. alpinum*.

В заключение выражаю глубокую благодарность О. М. Афониной и В. Я. Черданцевой за консультации по определению материала, а также В. Ю. Нешатаевой за помощь при организации полевых работ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Боч М. С., Кузьмина Е. О. О сфагновых мхах полуострова Камчатка // Бриология в СССР, ее достижения и перспективы. Львов, 1991. С. 35—38.

Вьюнова Г. В. Материалы к бриофлоре Камчатки (зеленые мхи) // Там же. С. 47—51.

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Т. 1 (1-2). С. 1—85.

Нешатаева В. Ю. Краткий очерк растительности Южно-Камчатского заказника // Тр. II Молодежн. конф. ботаников г. Ленинграда. Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1988. № 5683-В88.

Нешатаева В. Ю., Нешатаев В. Ю. Растительность центральной части Южно-Камчатского заказника // Тр. IV Молодежн. конф. ботаников Санкт-Петербурга. Ч. IV. Деп. в ВИНИТИ РАН. М., 1993. № 1624-В93. С. 94—127.

Определитель сосудистых растений Камчатской области. М., 1981. 410 с.

Савич Л. И. Флора торфяных мхов Камчатки. Л., 1932. 480 с.

Савич Л. И. К флоре мхов Камчатки // Споровые растения. Тр. БИН АН СССР. Сер. II. 1934. Вып. 2. С. 257—296.

Харкевич С. С. Флористическое районирование // Определитель сосудистых растений Камчатской области. М., 1981. С. 12—18.

Черданцева В. Я. Листостебельные мхи // Редкие виды растений Камчатской области и их охрана. Петропавловск-Камчатский, 1993. С. 136—151.

Чернядьева И. В. Philonotis yezoana Besch. et Card. ex Card. (*Bartramiaceae, Musci*) — новость для бриофлоры России // Arctoa. 1995. Т. 4. С. 15—16.

Arnell H. W. Lebermoose aus Kamtschatka // Hedwigia. 1927. Vol. 67. N 1/27. P. 110—112.

Frisvoll A. A. A taxonomic revision of the *Racomitrium canescens* group (*Bryophyta, Grimmiales*) // Gunneria. 1983. Vol. 41. P. 1—181.

Melin E. Some information to the *Sphagnum*-flora of Kamtschatka // Bryologist. 1924. N 17. P. 88—90.

Moeller H. Die Laubmoose Kamtschatkas // Hedwigia. 1927. Vol. 67. № 1/27. P. 86—98.
Persson H. Contribution to the bryoflora of Kamtschatka // Rev. bryol. et lichenol. 1970. Vol. 37. N 2. P. 209—221.
Shaw J. Pohlia Hedw. (Musci) in North and Central America and the West Indies // Contributions from the University of Michigan herbarium. 1982. Vol. 15. P. 219—296.
Wahlenberg G. Kamtschadalische Laub- und Lebermoose, gesammelt auf der russischen Entdeckungsreise von dem Herrn Hofrath Tilesius // Magazin fuer die neuesten Entdeckungen in der gesammten Naturkunde. Berlin, 1811. N 5. P. 289—297.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 10 I 1995

SUMMARY

The moss flora of the South-Kamchatka reserve and of the envirous of Ossora settlement was investigated. Checklist includes 173 species of which 53 species are new for Kamchatka, two new for Russia, one species — for Euroasia. Moss distribution in the different types of the habitat is studied. Bryological characteristics of all types of vegetation are discussed. The diagnoses of two species are provided.

УДК 581.17 : 620.187 : 531.5

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 6

Е. Л. Кордюм, В. В. Бараненко, Е. М. Недуха, В. М. Самойлов

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК МИНИ-КЛУБНЕЙ *SOLANUM TUBEROSUM* (*SOLANACEAE*), ОБРАЗОВАВШИХСЯ В УСЛОВИЯХ МИКРОГРАВИТАЦИИ

E. L. KORDYUM, V. V. BARANENKO, E. M. NEDUKHA, V. M. SAMOILOV. ULTRASTRUCTURE OF CELLS OF *SOLANUM TUBEROSUM* (*SOLANACEAE*) MINITUBERS FORMED IN MICROGRAVITY

Впервые показана возможность формирования органов вегетативного размножения высших растений и образования хорошо развитой запасающей крахмалоносной ткани в условиях микрогравитации. Дан сравнительный анализ ультраструктурной организации клеток запасающей паренхимы мини-клубней картофеля, образовавшихся в космическом полете и в синхронном контроле на Земле, в первую очередь амилопластов и митохондрий. Типичные отличия амилопластов в полетном варианте заключались в уменьшении объема крахмальных зерен (3.1 ± 0.16 мкм в опыте, 4.2 ± 0.22 мкм в контроле) и появлении локальных расширений ламелл, отличия митохондрий — в возрастании плотности матрикса и наличии хорошо развитых крист.

В течение двух последних десятилетий была осуществлена серия космических экспериментов различной длительности с низшими и высшими растениями, которые росли и развивались во время полета. Именно комплексные исследования на различных растительных организмах позволили обнаружить разностороннее действие факторов полета на их жизнедеятельность и рост. В серии космических и лабораторных экспериментов, моделирующих в той или иной степени влияние отдельных факторов орбитального полета, установлена зависимость характера изменений, происходящих у различных растений, от природы и длительности действующего фактора, а также от сложности и физиологического состояния объекта. При этом главными действующими факторами, по-видимому, являются невесомость и космическая радиация (Газенко и др., 1974; Дубинин, Ваулина, 1976; Сытник и др., 1984; Физиологические..., 1990).

В результате экспериментов с растительными организмами однозначно показано, что в условиях микрогравитации сохраняется и реализуется генетиче-

ская детерминированность морфогенеза и анатомического строения надземных и подземных органов растений. В то же время продемонстрированы существенные перестройки ультраструктуры различных типов клеток многоклеточных форм и свободно живущих одноклеточных, заключающиеся, в частности, в увеличении объема митохондриома в клетке, отношении объема крист к матриксу, появлении отдельных крупных митохондрий с многочисленными кристами, интенсификации процесса вакуолизации, возрастании объема липидных капель, уменьшении объема крахмальных зерен в пластидах, утоньшении клеточных оболочек, неравномерном расширении периплазматического пространства, усилении везикуляции агранулярного эндоплазматического ретикулума. Перестройки структуры клеток, а также биохимического состава отражают изменение уровня и направленности метаболизма растительных организмов в космическом полете, ведущих к ускорению роста и дифференцировки меристематических и растущих растяжением клеток, старения дифференцированных, зрелых клеток. Активация катаболических и анаболических (не всегда) процессов в условиях микрогравитации, обеспечивая адаптацию и функционирование клеток в этих условиях, приводит к ускорению старения и, следовательно, к сокращению периода деятельности меристем (Kordyum et al., 1989).

Согласно этим положениям, одними из первоочередных задач современной космической ботаники являются следующие: 1) выяснение механизмов биологических эффектов микрогравитации на растительных организмах различных уровней организации; 2) создание теории роста и развития растений в отсутствие силы тяжести; неотъемлемую часть этой теории должны составить представления о возможности семенного и вегетативного размножения высших растений в условиях длительного воздействия микрогравитации. Разработка этих представлений включает в себя два этапа: 1) исследование формирования генеративных органов и органов вегетативного размножения в орбитальном полете; 2) получение второго и последующих поколений растений на орбите. Имевшиеся до настоящего времени данные относились только к первому этапу исследований семенного размножения в космическом полете; растения *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh, доставленные на орбиту в фазе двух семядольных листьев или выросшие из семян, посеянных во время полета, цвели и плодоносили в условиях микрогравитации (Kordyum et al., 1983; Меркис, Лауринавичюс, 1983). Что же касается вегетативного размножения, то даже вопросы первого этапа оставались открытыми. Поэтому целью эксперимента «Клубнеобразование», проведенного на борту орбитальной станции «Мир», было выяснение возможностей образования мини-клубней у *Solanum tuberosum* как одного из предлагаемых компонентов автотрофного звена замкнутых экологических систем жизнеобеспечения человека в длительных космических полетах. Кроме того, осуществление такого эксперимента позволяло получить новую информацию о процессах морфогенеза и клеточной дифференцировки в условиях микрогравитации.

Материал и методика

В качестве объектов исследования для эксперимента «Клубнеобразование» были выбраны два сорта *Solanum tuberosum* L. — Зарево и Свитанок. Растения росли в асептической культуре в стеклянных пробирках на агаровой среде Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962). Для образования мини-клубней стебли разрезали на части в середине междоузлий и полученные сегменты переносили в чашки Петри на ту же среду, но содержащую дополнительно аминокислоты, сахарозу и фитогормоны, согласно работе G. Hussey и N. Stacey (1984). Так как для образования мини-клубней необходим подготовительный период, чашки Петри с сегментами стеблей пробирочных растений картофеля (отрезок стебля с одним листом) до начала эксперимента 4 недели выдерживали

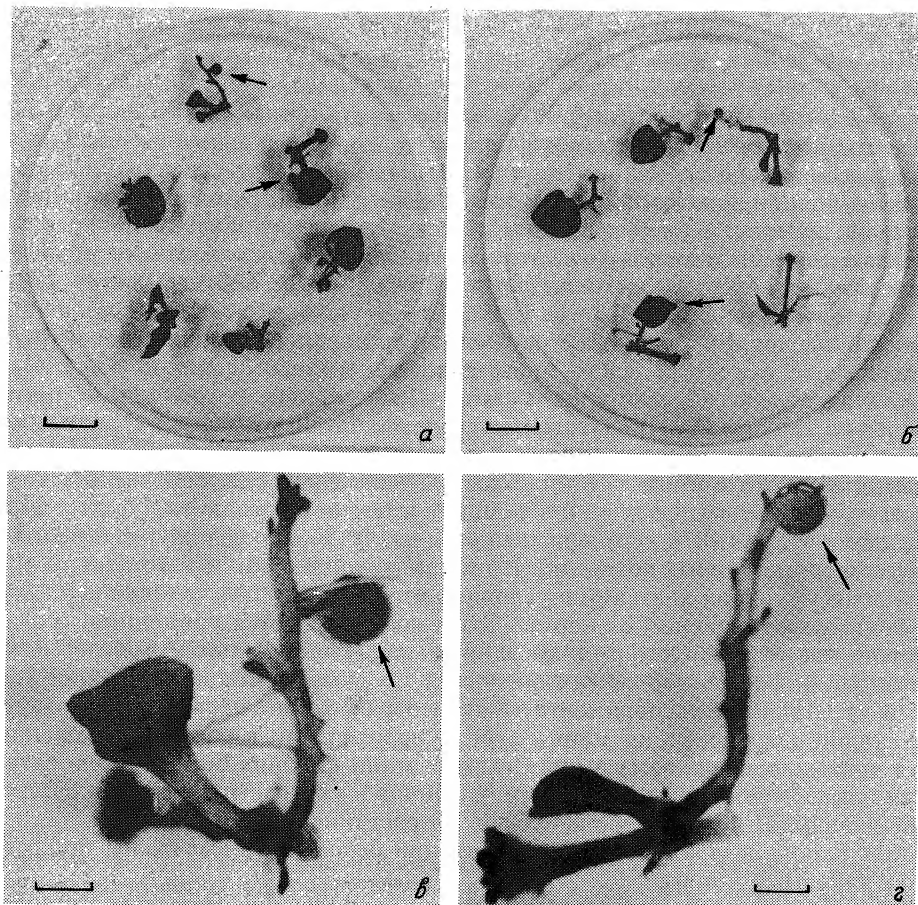
в лабораторных условиях на свету. Перед экспериментом каких-либо морфологических признаков начала образования мини-клубней обнаружено не было. В течение эксперимента — космического полета, который продолжался 8 дней, чашки Петри находились в контейнере из оргстекла толщиной 3 мм, помещенном в светонепроницаемый металлический контейнер, таким образом, сегменты стеблей культивировались в темноте. После приземления материал транспортировался в Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины в Киеве. Фиксацию материала проводили через 1.5 сут после приземления. Образовавшиеся в космическом полете и в синхронном контроле (на Земле) мини-клубни разрезали на несколько частей, одну треть которых фиксировали в смеси Навашина (1%-я хромовая кислота, 16%-й формалин и ледяная уксусная кислота в соотношении 10 : 4 : 1), обезвоживали по общепринятой методике и заключали в парафин. Срезы получали на микротоме МС-2 и окрашивали Шифф-иодной кислотой (Jensen, 1962). Для электронной микроскопии оставшиеся части мини-клубней фиксировали в 2.5%-м глутаральдегиде на 0.05 *М* какодилатном буфере (pH 7.2) в течение 4 ч при температуре 20 °С, затем дофиксировали 2%-й OsO_4 на том же буфере в течение 12 ч при температуре 4 °С. Обезвоживание и заключение в смесь эпон—аралдит проводили по общепринятым методикам. Срезы получали на ультрамикротоме LKB, окрашивали цитратом свинца и исследовали в электронном микроскопе JEM-1200EX. Статистическую обработку количественных данных проводили согласно работе Н. А. Плохинского (1970).

Результаты и их обсуждение

Как показали исследования полетного и контрольного материалов, образование миниклубней (см. рисунок, *а—г*) произошло только у сорта Зарево. Клубни сферической формы и диаметром 2—3.5 мм имели светло-коричневую окраску с розоватым оттенком, которая характерна для клубней этого сорта картофеля, формирующихся в темноте. Частота образования и размер клубней в космическом полете и на Земле статистически достоверно не различались. Апикальные почки у экспериментальных и контрольных клубней были развиты и имели несколько небольших листьев. Основная запасающая ткань в клубнях была представлена паренхимными вакуолизированными клетками с многочисленными амилопластами. Каждый амилопласт содержал одно крахмальное зерно, что является характерным для картофеля (Лобов и др., 1982).

В большей части амилопластов контрольных клеток крахмальные зерна занимали почти весь объем пластид. Лишь по периферии органелл оставалась узкая полоса электронно-прозрачной стромы. Оболочка таких пластид, состоящая из двух мембран, извилистая и часто локально прилегает к крахмальному зерну (табл. I, *1*). В некоторых амилопластах относительно узкая периферическая строма имеет большую электронную плотность; в ней можно наблюдать одиночные ламеллы (табл. I, *2*). Амилопласты, в которых строма занимала более значительный объем (табл. I, *3*), встречались редко. В строме таких органелл ламеллы в количестве от 3 до 5 на срезах располагались более или менее параллельно друг другу. Внутреннее пространство на протяжении ламеллы на срезах было неодинаковым по ширине — от очень узкого до более расширенного. Периферический пластидный ретикулум отсутствует или слабо развит. Оболочка пластид с более плотной стромой менее извилиста по сравнению с оболочкой органелл с электронно-прозрачной стромой. Тонопласт часто тесно прилегает к эндоплазматическому ретикулуму или наружной мембране оболочки пластид.

Митохондрии содержат редкие кристы и матрикс очень низкой электронной плотности (табл. I, *4*). Такие особенности ультраструктуры митохондрий характерны для слабоактивных или стареющих органелл (Бакеева, Ченцов, 1989). Эндоплазматический ретикулум представлен преимущественно длинными цис-



Общий вид чашек Петри (*а, б*) и мини-клубней (*в, г*) *Solanum tuberosum* (сорт Зарево), образовавшихся в 8-суточном космическом полете (*а, в*) и на Земле (*б, г*).

Стрелками указаны мини-клубни. Масштабная линейка: *а, б* — 10; *в, г* — 2.5 мм.

тернами гранулярного типа, часто располагающимися параллельно клеточной оболочке и ветвящимися. Отдельные участки цистерн лишены рибосом. В гиалоплазме наблюдаются немногочисленные рибосомы и полирибосомы. Диктиосомы типичны для клеток запасной паренхимы и продуцируют везикулы различного размера. Микротельца содержат гранулярный матрикс с кристаллоидом в центре (табл. I, *5*). На срезах отдельных клеток наблюдались единичные липидные капли. Как правило, ядро находится вблизи клеточной оболочки и часто занимает место в углу клетки. Обычное явление — контакты между наружными мембранами оболочек амилопластов и ядра.

Ультраструктурная организация клеток запасающей паренхимы мини-клубней, образовавшихся в космическом полете и в контроле, была в основных чертах сходной. Различия обнаружены в структуре амилопластов и митохондрий. В отличие от контрольных клеток амилопласты, в которых строма сохранялась в виде узкого периферического электронно-прозрачного слоя (табл. II, *1*), наблюдались редко. Пластиды с более плотной, относительно узкой периферической стромой (табл. II, *2*) встречались гораздо чаще, чем в контроле. Кроме того, частота встречаемости амилопластов с более мелкими крахмальными зер-

нами и соответственно с более значительным объемом стромы сильно увеличивалась. Объем крахмальных зерен в амилопластах в условиях микрогравитации уменьшался по сравнению с контролем и составлял 3.1 ± 0.16 мкм, в контроле — 4.2 ± 0.22 мкм при $P = 0.001$. Наиболее типичной особенностью амилопластов клеток паренхимы в эксперименте были локальные расширения ламелл неодинаковой величины (табл. II, *3*). На некоторых срезах совокупность таких ламелл внешне напоминала сеть. В ряде случаев размер прозрачных зон в ламелле достигал 0.25 мкм по длинной оси. Отмечены появление пластоглобул и образование проламеллярных тел. Часто наблюдались контакты пластид с ядром. Многочисленные митохондрии содержали более плотный матрикс и хорошо развитые кристы (табл. II, *4, 5*). Структура митохондрий в целом была характерной для функционально активных органелл. В отличие от контроля в эксперименте в клетках часто присутствовали липидные капли (табл. II, *6*). Структура и топография микротел (табл. II, *4*) и эндоплазматического ретикулума, а также степень вакуолизации клеток были сходными с таковыми в контроле. Сходство в степени вакуолизации свидетельствует о том, что контрольные и опытные мини-клубни находились на одной стадии развития. Статистически достоверных различий в толщине клеточных оболочек в эксперименте (в среднем 0.18 мкм) и в контроле (в среднем 0.19 мкм) обнаружено не было.

Полученные данные показали, что формирование органов вегетативного размножения у высших растений в условиях микрогравитации может происходить без видимых отклонений от нормы. Этим подтверждается концепция, согласно которой генетически детерминированные на Земле процессы морфогенеза и клеточной дифференцировки реализуются в условиях микрогравитации (Сытник и др., 1984). В эксперименте «Клубнеобразование» первые подготовительные стадии формирования мини-клубней происходили в условиях гравитации. Хотя крахмалоносная запасающая ткань в мини-клубнях была хорошо развита и при воздействии микрогравитации, различия в ультраструктуре амилопластов и митохондрий, а также значительное возрастание частоты встречаемости липидных капель в условиях микрогравитации были четко выражены по сравнению с таковыми в контроле.

Энергетическая система клеток является наиболее чувствительной к колебаниям параметров внешней среды. Изменения, происходящие в митохондриоме при различных воздействиях, выражаются в первую очередь в увеличении его объема, уплотнении или просветлении матрикса, увеличении или уменьшении количества, размеров и упорядоченности крист, разбухании митохондрий (Машанский, Рабинович, 1987; Бакеева, Ченцов, 1989; Кравкина, 1991). Наблюдаемые в целом ряде длительных космических экспериментов изменения структуры митохондрий (увеличение объема митохондриома в клетке, крист и плотности матрикса митохондрий, появление одиночных крупных митохондрий с плотным матриксом и кольцеобразно расположенными кристами) сходны с таковыми при длительном клиностатировании (Kordyum et al., 1989; Sytnik et al., 1992). Увеличение объема митохондриома в клетке и упорядоченно расположенных крист, возможно, указывает на определенную активацию интенсивности дыхания и повышение уровня энергетического обмена в клетке. В настоящее время хорошо известно уменьшение размера амилопластов и (или) объема крахмальных зерен в статоцитах корневого чехлика в условиях микрогравитации (Сытник и др., 1984; Volkmann et al., 1986; Moore et al., 1987; Sievers, Hensel, 1990). В запасающей паренхиме мини-клубней выявлена лишь тенденция к снижению накопления крахмала в пластидах. Это положение основано на наличии в экспериментальном материале многочисленных амилопластов с более или менее значительным объемом стромы, свободной от крахмала; в контроле, наоборот, превалируют амилопласты только с очень небольшим объемом стромы, сохраняющейся по периферии органелл. Такое различие может быть объяснено неодинаковым характером функций амилопластов в гравирецепторных

клетках и крахмалоносной запасающей ткани. Локальные расширения или набухание ламелл амилопластов в клетках мини-клубней сходны с таковыми тилакоидов хлоропластов в растительных клетках различных типов, они обычно наблюдаются в космическом полете и при клиностатировании (Nedukha, 1984; Sytnik et al., 1992). Это, возможно, связано с нарушениями ионного баланса во внутренней мембранной системе пластид. Описанные данные о перестройке органелл запасающей паренхимы мини-клубней хорошо согласуются с данными, полученными на других растительных объектах, в частности на *Chlorella vulgaris* (Sytnik et al., 1992), протонеме мха *Funaria hygrometrica* (Nedukha, 1984), на меристематических клетках *Pisum sativum*, статоцитах *P. sativum, Lepidium sativum* и *Impatiens balsamina* (Kordyum et al., 1989; Sievers, Hensel, 1990), и свидетельствуют об изменениях углеводного, липидного и энергетического обмена, происходящих в условиях микрогравитации и обеспечивающих, как предполагается, адаптацию клеток к влиянию этого фактора.

Следует отметить необходимость продолжения исследований, проведенных в эксперименте «Клубнеобразование», в двух направлениях: 1) получения второго и последующих поколений растений картофеля путем вегетативного размножения, 2) изучения процесса образования крахмальных зерен в условиях микрогравитации, в частности активности ферментов синтеза и гидролиза крахмала и его состава в экспериментах различной длительности, в том числе в таких, в которых подготовительные стадии к клубнеобразованию также могли проходить в условиях микрогравитации.

Авторы выражают благодарность Г. С. Нечитайло (НПО «Энергия», Россия) за предоставленную возможность проведения этого космического эксперимента.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бакеева Л. Е., Ченцов Ю. С. Митохондриальный ретикулум: строение и некоторые функциональные свойства. М., 1986. 102 с. (Итоги науки и техники. Общие проблемы биологии. Т. 9).

Газенко О. Г., Ильин Е. А., Парфенов Г. П. Космическая биология: некоторые итоги и перспективы // Изв. АН СССР. Сер. биол. науки. 1974. № 4. С. 461—475.

Дубинин Н. П., Ваулина Э. Н. Эволюция и гравитация // Проблемы космической биологии. М., 1976. Т. 33. С. 7—17.

Кравкина И. М. Влияние атмосферного загрязнения на количество митохондрий в клетках хлоренхимы игл сосны // Цитология. 1991. Т. 33. № 5. С. 109—110.

Лобов В. П., Бондарь П. И., Сакало В. Д. Амилопласты. Киев, 1982. 139 с.

Машанский В. Ф., Рабинович И. М. Ранние реакции клеточных органоидов. Л., 1987. 120 с.

Меркис А. И., Лауринавичюс Р. С. Полный онтогенез растений *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. на борту орбитальной станции «Салют 7» // ДАН СССР. 1983. Т. 271. Вып. 2. С. 509—512.

Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970. 367 с.

Сытник К. М., Кордюм Е. Л., Недуха Е. М. и др. Растительная клетка при изменении геофизических факторов. Киев, 1984. 135 с.

Физиологические проблемы невесомости / Под ред. О. Г. Газенко. М., 1990. 189 с.

Hussey G., Stacey N. J. Factors affecting the formation of in vitro of potato (*Solanum tuberosum* L.) // Ann. Bot. 1984. Vol. 53. P. 565—578.

Jensen W. A. Botanical histochemistry. San Francisco—London, 1962. 377 p.

Kordyum E. L., Sytnik K. M., Chernyaeva I. I. Peculiarities of genital organ formation in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. under space flight conditions // Adv. Space Res. 1983. Vol. 3. P. 247—250.

Kordyum E. L., Vaulina E. N., Grechko G. M. et al. Alterations in rate of biological processes in microgravity and clinostating. Kiev, 1989. 48 p.

Moore R., Fondren W. M., McClelen C. E., Wang C. L. Influence of microgravity on cellular differentiation in root caps of *Zea mays* // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74. N 7. P. 1006—1012.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15. Fasc. 3. P. 473—497.

Nedukha E. M. Long clinostation influence on the ultrastructure of *Funaria hygrometrica* moss protonema cells // Adv. Space Res. 1984. Vol. 4. P. 19—22.

Sievers A., Hensel W. Gravity perception in plants // Fundamentals of space biology. Tokyo—Berlin, 1990. P. 43—55.

Sytnik K. M., Popova A. F., Nechitailo G. S., Mashinsky A. L. Peculiarities of the submicroscopic organization of *Chlorella* cells cultivated on a solid medium in microgravity // Adv. Space Res. 1992. Vol. 12. P. 41—44.

Volkmann D., Behrens H. M., Sievers A. Development and gravity sensing of cress roots under microgravity // Naturwiss. 1986. Vol. 73. N 7. P. 438—441.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
НАН Украины
Институт клеточной биологии
и генетической инженерии НАН Украины
Киев

Получено 21 II 1994

SUMMARY

It was shown for the first time that the formation of both organs of vegetative reproduction in higher plants and well-developed amylogenic storage tissue can occur in microgravity. The comparative analysis of the ultrastructural organization of storage parenchyma cells in Solanum tuberosum formed in microgravity and in the synchronous control on the Earth, particularly amyloplasts and mitochondria, was given. The decrease in the starch grain volumein amyloplasts and the appearance of local dilatation of lamellae, as well as the increase of a mitochondrial matrix density and a presence of well-developed cristae were the typical differences of these organelles in the space flight variant.

УДК 581.44 : 582.681.1

© Бот. журн., 1995 г., т. 80, № 6

О. Б. Михалевская, Л. Т. Джибути

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВ *LINDERA CITRIODORA (LAURACEAE)*

O. B. MIKHALEVSKAYA, L. T. JIBUTI. TTRUCTURE AND DYNAMICS OF SHOOT DEVELOPMENT IN *LINDERA CITRIODORA* (*LAURACEAE*)

Изучены побеги и почки *Lindera citriodora*, растущей на Черноморском побережье Грузии. Побеги характеризуются неоформацией, наличием боковых силлептических побегов и своеобразной структурой зоны рубцов почечных чешуй на границе между соседними годичными приростами побега. Почки *L. citriodora* открытые, и все их метамеры, кроме 3—4 самых верхних, всегда имеют примордии пазушных почек. Такие особенности структуры побегов и почек связаны с длительным и непрерывным периодом роста побегов, который начинается в конце января и заканчивается в ноябре.

Линдера цитрусовая *Lindera citriodora* (Sieb. et Zucc.) Hemsl. — ценное декоративное и эфироносное растение. Это небольшие, очень рано цветущие деревья с красивой кроной и нежными зелеными листьями. Цветки и другие части растения имеют цитрусовый аромат. Вид распространен в Юго-Восточном Китае и на островах Тайвань, Рюкю, Кюсю. Он интродуцирован на Черноморском побережье Аджарии (Пилипенко, 1978). В Батумском ботаническом саду линдера цветет с конца января до начала апреля. В этот же период у нее начинают опадать листья и одновременно распускаться почки. Хотя листья на дереве живут не более года, в безлистном состоянии оно почти не бывает (Г. А. Морозова, личное сообщение), поскольку в роде *Lindera* наблюдается переход от вечнозеленого габитуса к листопадному (Tsui Hung-pin, 1987). В связи с такой

необычной фенологией *L. citriodora* было интересно исследовать структуру и динамику развития ее побегов и почек.

Материал и методика

Наблюдения за развитием побегов *L. citriodora* были нами проведены в 1989—1990 гг. в Батумском ботаническом саду АН Грузии на 8-летних деревьях высотой около 6 м, с диаметром ствола 8.5 см, растущих на южном открытом склоне. Пробы побегов с почками брали 1 раз в месяц в течение года.

Результаты и их обсуждение

Цветение и распускание вегетативных почек начинались в конце января—начале февраля сначала на более крупных побегах, затем на менее крупных, последними зацветали самые мелкие побеги в нижней части кроны. При низких температурах воздуха в феврале—марте распускание почек и начальный рост молодых побегов происходили замедленными темпами. Рост побегов продолжался без заметных остановок все лето и закончился в ноябре. В отличие от некоторых других видов линдеры у *L. citriodora* верхушки побегов при прекращении их роста не опадают, на них формируются верхушечные почки. У растущих в таких же условиях *L. angustifolia* Cheng. и *L. communis* Thunb. при окончании роста побегов их верхушки абортируются, хотя у последнего вида примерно на половине, как правило, более сильных побегов формируются верхушечные почки (Михалевская и др., 1994).

В кроне *L. citriodora* четко различаются два типа побегов — удлиненные и укороченные (рис. 1). Основу кроны составляют удлиненные побеги с зелеными листьями. Их годичный прирост часто достигает 1 м. Укороченные побеги около 1 см дл., они не имеют зеленых листьев и несут только брактеи, в пазухах которых формируются соцветия. Эти побеги развиваются из пазушных почек удлиненных побегов. В то время, когда удлиненный побег еще растет и на его верхушке развертываются новые листья, пазушные почки расположенных ниже и уже выросших листьев трогаются в рост. Их нижнее междоузлие (гипоподий) немного вытягивается, на апексе закладываются листовые примордии, а в пазухах чешуй — зачатки соцветий, которые быстро растут (рис. 2, *А*). К концу лета они раздвигают чешуи почки, нижняя часть их оси сильно удлиняется и выносит наружу шарообразный бутон, представляющий собой зачаток соцветия и содержащий чаще всего 5 зачатков цветков. Один из зачатков цветков верхушечный, а остальные сидят в пазухах 4 прицветников, образующих наружную обертку бутона. К этому времени на укороченных побегах оформляются и верхушечные почки. В сентябре на многих удлиненных побегах наблюдается обилие бутонов, сидящих пучками по 4—6 шт. почти в каждом узле побега (рис. 2, *Б*). В верхней части удлиненного побега бутонов в пучках обычно на 1—2 меньше, чем в остальных его частях; в самых верхних его узлах формируется только по 1 бутону, а не укороченные побеги с пучками бутонов. Таких одиночных бутонов на верхушке удлиненного побега образуется столько же, сколько и на укороченных побегах, т. е. 3—4; верхние листья, в пазухах которых они формируются, уже недоразвиты и представляют собой чешуи. Ниже узлов с такими чешуевидными листьями и одиночными бутонами всегда имеется 1 или 2 узла с нормальными листьями и мелкими вегетативными почками в их пазухах. Узлы с вегетативными почками образуют как бы границу, отделяющую основную часть удлиненного побега с пазушными укороченными генеративными побегами от его верхней части с пазушными единичными соцветиями (рис. 2, *В*). Таким образом, верхушка удлиненного побега повторяет структуру укороченного пазушного побега. Появление бутонов на верхушке удлиненного побега и на укороченных побегах наблюдается примерно в одни и те же сроки.

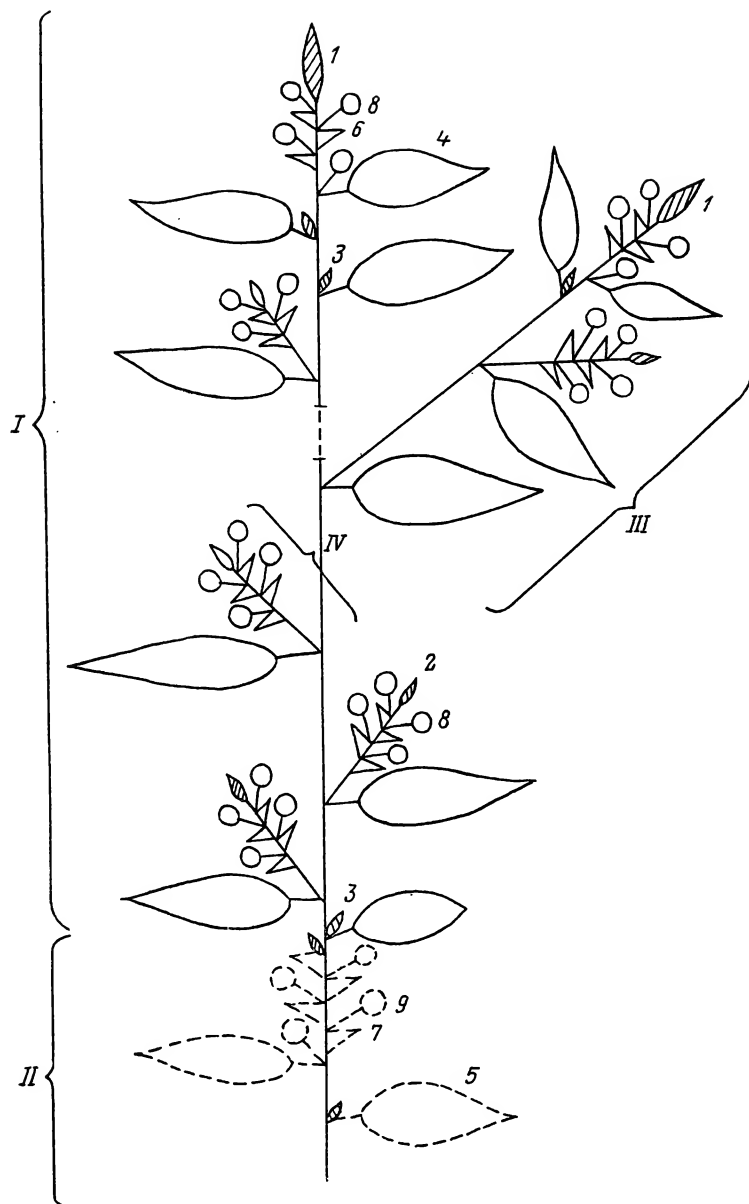


Рис. 1. Структура годичного побега *Lindera citriodora* (схема).

I — годичный побег текущего года; *II* — верхняя часть годичного побега прошлого года; *III* — боковой силлептический побег текущего года; *IV* — укороченный генеративный побег текущего года. *1* — верхушечная почка удлиненного побега; *2* — верхушечная почка укороченного побега; *3* — пазушная почка; *4* — зеленый лист текущего года; *5* — опавший лист прошлого года; *6* — чешуевидный лист; *7* — опавший чешуевидный лист; *8* — соцветие; *9* — опавшее соцветие.

После цветения и плодоношения бо́льшая часть пазушных укороченных побегов отпадает, на стебле остается круглый рубец, расположенный над рубцом опавшего листа. Однако наиболее сильные укороченные побеги не отпадают, на них распускается верхушечная почка, из которой вырастает удлиненный побег, сходный с таковым, выросшим из верхушечной почки удлиненного побега.

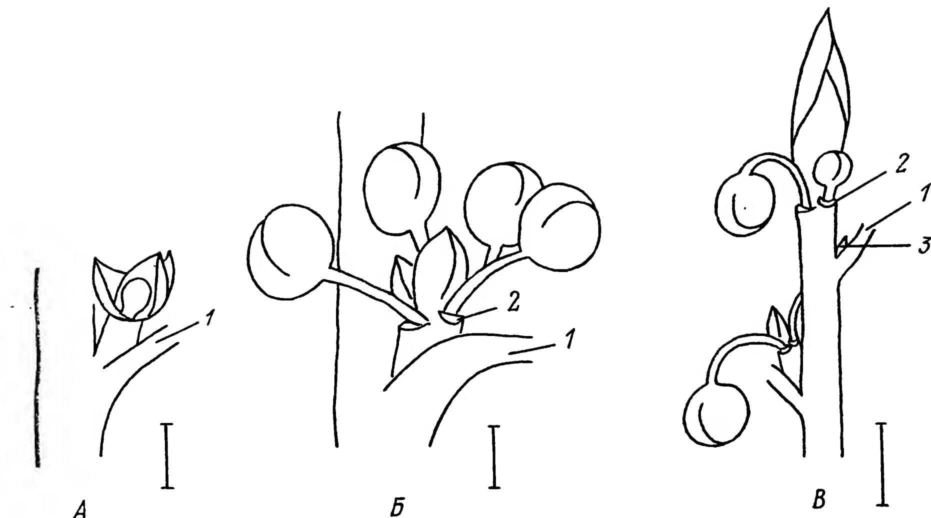


Рис. 2. Развитие генеративных побегов *L. citriodora.*

А — пазушная почка с зачатком соцветия в пазухе нижней чешуи (проба от 20 VIII); *Б* — укороченный генеративный побег, развившийся из пазушной почки (проба от 2 X); *В* — верхушка удлиненного побега (проба от 1 XI). *1* — черешок листа; *2* — рубец чешуи; *3* — вегетативная пазушная почка. Масштабная линейка: *А, Б* — 2; *В* — 5 мм.

Из пазушных почек удлиненных побегов вырастают не только генеративные укороченные побеги, но и удлиненные вегетативные боковые побеги, растущие одновременно с главным. Это силлептические боковые побеги (рис. 1, *III*). Они появляются на более сильных, интенсивно растущих удлиненных побегах и составляют бóльшую часть боковых побегов в кроне дерева. Немногочисленные пролептические боковые побеги образуются из верхушечных почек укороченных побегов, не отпавших после плодоношения. Мелкие вегетативные пазушные почки в верхней и в самой нижней частях удлиненного побега обычно не прорастают и остаются в состоянии покоя.

Для боковых силлептических побегов характерны отсутствие в их основании каких-либо рубцов от чешуй и очень длинное первое междоузлие (гипоподий), которое всегда бывает длиннее других междоузлий. Признаки удлинения гипоподия проявляются очень рано, когда пазушная почка находится еще в виде зачатка в материнской почке, в пазухе ее листового примордия. У таких зачатков пазушных почек, многими авторами называемых вторичными (Garrison, 1949, 1955; Halle et al., 1978), гипоподий составляет половину высоты всего зачатка. На крупных силлептических побегах формируются такие же генеративные укороченные побеги, как и на главном, развиваются они в одни и те же сроки. Лишь на мелких силлептических побегах, формирующихся в верхних узлах главного побега, укороченные побеги не успевают сформироваться или в пазухах их листьев образуются одиночные соцветия; в результате на верхушке силлептического побега развивается такой же аналог укороченного побега, как и на верхушке главного.

Почки на побегах *L. citriodora* не имеют кожистых или пленчатых почечных чешуй, типичных для покоящихся почек. Это почки открытого типа. Верхушка побега во время роста закрыта растущими листьями, а в период остановки роста — мелкими чешуевидными листьями переходного типа и зачатками листьев. Мелкие листья долго на побеге не держатся и рано опадают, оставляя рубцы, отличающиеся от рубцов нормальных листьев меньшей шириной. Мелкие пазушные почки, а также верхушечные почки укороченных побегов покры-



Рис. 3. Структура почечных колец у разных видов *Lindera.*

Штриховая линия разделяет соседние годичные приросты побега. *А* — *L. citriodora, Б* — *L. sericea, В* — *L. communis.*

ты хотя и мелкими, но довольно сочными зелеными чешуями, которые не похожи на кожистые чешуи покоящихся почек других видов линдеры.

После распускания верхушечных почек и опадения их почечных покровов образуются почечные кольца, разделяющие соседние годичные приросты побега. Почечные кольца на удлиненных побегах *L. citriodora* характерны тем, что междоузлия между рубцами, оставшимися после опадения верхних листьев прошлогоднего прироста и расположенных выше них чешуевидных листьев, закрывавших верхушечную почку, постепенно укорачиваются, самым коротким оказывается самое верхнее междоузлие зоны чешуевидных листьев, завершающей прошлогодний годичный прирост побега. За этой зоной начинается прирост следующего года. Первые узлы этого прироста несут уже настоящие листья. Междоузлия между этими листьями начинают удлиняться по мере удаления от почечного кольца (рис. 3, *А*). Такая структура почечного кольца отличает *L. citriodora* от других листопадных древесных видов. У вида *L. sericea* (Sieb. et Zucc.) Bl. с типичными осенним листопадом и весенним распусканием почек расстояния между рубцами в почечном кольце иные: самые короткие — между самыми нижними рубцами чешуй, затем междоузлия постепенно увеличиваются у чешуй, расположенных выше. Самые длинные междоузлия наблюдаются между самыми верхними рубцами, выше которых идут уже не рубцы, а листья последующего прироста (рис. 3, *Б*). Аналогично располагаются почечные кольца у вечнозеленого вида *L. communis* на тех его побегах, у которых верхушка не отпадает и происходит моноподиальное нарастание (рис. 3, *В*).

Такое своеобразное строение почечного кольца *L. citriodora* свидетельствует о своеобразии динамики роста его побегов, который продолжается непрерывно в течение 10 мес — с конца января до ноября включительно. Постепенное уменьшение длины междоузлий между рубцами чешуевидных листьев в почечном кольце *L. citriodora* связано, вероятно, с медленным, постепенным торможением роста побегов в конце сезона, в то время как у *L. communis* и у других видов с четко выраженным ритмом роста побегов такое торможение происходит гораздо резче и рост побегов прекращается сразу. Можно предположить, что

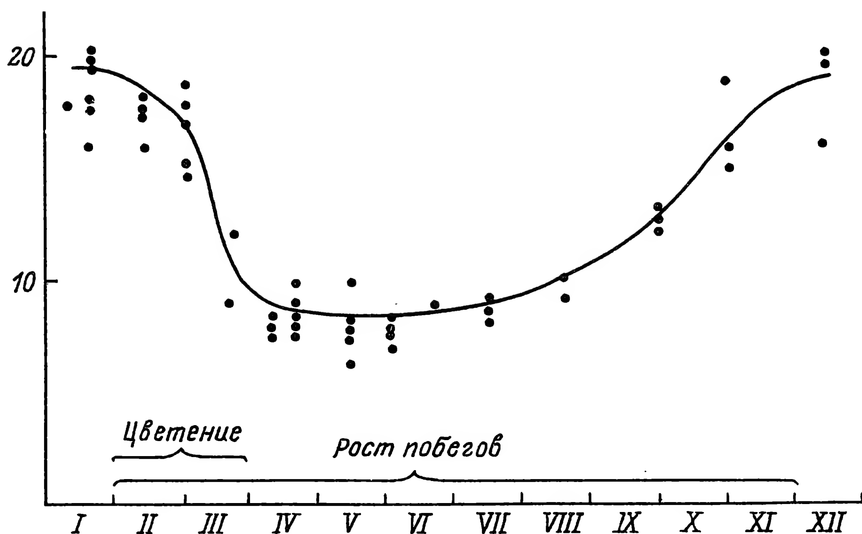


Рис. 4. Динамика емкости верхушечной почки *L. citriodora* на протяжении года.
По оси абсцисс — календарные месяцы; по оси ординат — емкость почек (число листовых зачатков).

постепенное торможение роста побегов *L. citriodora* и его остановка не носят эндогенного характера, как это наблюдается у деревьев с ритмичным ростом побегов, а являются вынужденными из-за ухудшения внешних условий в зимний период.

Особенностью как верхушечных, так и пазушных почек *L. citriodora* является то, что в пазухах всех их чешуй, листьев и листовых примордиев, кроме 4—5 самых верхних, имеются примордии вторичных пазушных почек. У *L. communis* и *L. angustifolia* таких примордиев в покоящихся почках нет или они имеются в пазухах только 1 или 2 самых нижних чешуй. Появляются примордии вторичных почек у этих видов только весной перед распусканием первичной почки (Михалевская и др., 1994). У многих древесных пород из средних широт (*Ulmus laevis* L., *Fraxinus excelsior* L., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill.) примордии вторичных почек появляются в вегетативных почках только весной перед их распусканием (Ефимова, 1966; Тихонов, 1974).

У *L. citriodora* емкость зрелой верхушечной почки удлиненного побега перед ее распусканием всегда меньше числа узлов в материнском побеге. У 15 побегов, срезанных в период с 14 XII до 13 II, среднее число узлов было равно 24.6 ± 1.02, а средняя емкость их верхушечных почек — 17.2 ± 0.44. Из этого следует, что не все метамеры будущего побега закладываются в почке. Его верхние метамеры закладываются уже после распускания почки. Следовательно, для развития побегов *L. citriodora* характерна неоформация.

Число узлов в побеге и емкость верхушечной почки

Дата	Главный побег		Боковой силлептический побег	
	число узлов	емкость почки	число узлов	емкость почки
22 VI	16	9	3	6
20 VIII	19—23	9—10	2—5	8—9
1 XI	29	15	8—5	11—13
14 XII	27	20	9—5	16—17
13 II	26	16	8	15

Величина емкости верхушечной почки не остается постоянной на протяжении года: в конце весны и в начале лета, когда наблюдается особенно интенсивный рост побегов, она минимальна, затем увеличивается сначала медленно во второй половине лета, затем быстро в осенние месяцы, достигает максимума в декабре—январе, потом уменьшается сначала медленно в феврале, затем быстрее в марте (рис. 4). Максимальное увеличение емкости почек совпадает с остановкой роста побегов, а уменьшение емкости — с началом их роста.

Верхушечные почки боковых силлептических побегов имеют емкость, близкую по величине емкости верхушечных почек их материнских (главных) побегов. Однако число узлов в боковых силлептических побегах значительно меньше, чем в главных (см. таблицу). Аналогичная закономерность обнаружена и у других представителей сем. *Lauraceae* — *Cinnamotum camphora* (L.) Sieb. и *C. glanduliferum* (Wall.) Meisn., характеризующихся сильным силлептическим ветвлением. Емкости верхушечных почек на главных и боковых силлептических побегах этих видов были почти одинаковыми, а узлов на силлептических побегах было значительно меньше, чем на главных (Михалевская, 1993; Михалевская и др., 1993).

На боковых укороченных побегах *L. citriodora*, которые всегда развиваются как генеративные, емкость верхушечных почек всегда меньше, чем на удлиненных. В декабре—январе она была равна 10—15 у первых и 18—20 у вторых. Возникшие в соседних узлах материнского побега боковые укороченные и боковые удлиненные силлептические побеги развиваются по-разному: укороченные — по генеративному пути, а силлептические — по вегетативному (они имеют ту же структуру, что и главный побег). Иногда среди боковых побегов встречаются такие, которые развивались вначале как вегетативные, а затем — как укороченные генеративные, о чем свидетельствует наличие в их первом метамере длинного гипоподия и зеленого листа; в следующих узлах повторяется структура типичного укороченного побега. Такие побеги встречаются ближе к верхушке главного побега и представляют собой как бы укороченные побеги «на ножке». Степень развития бутонов на них такая же, как и на обычных укороченных побегах и на верхушке главного побега, что свидетельствует о синхронности их развития.

Синхронность в развитии генеративных органов на побегах разных типов свидетельствует об одинаковой регуляции их развития одними и теми же внешними условиями. Можно предположить, что у *L. citriodora* развитие зачатков генеративных органов в апикальной меристеме вторичных почек индуцируется сокращением длины дня во второй половине лета, как это происходит у всех короткодневных травянистых растений (Аксенова и др., 1973; Уоринг, Филлипс, 1984).

Синхронность можно наблюдать также и в вегетативном развитии главного и его боковых силлептических побегов; у них почти одинаковая емкость верхушечных почек, отсутствует низовая формация листьев у силлептических побегов. Последнее происходит потому, что пазушная почка, из которой появляется силлептический побег, прорастает сразу же после ее заложения без предварительного периода покоя и внутрипочечного развития.

В заключение отметим следующие особенности структуры побегов и почек *L. citriodora*. Для побегов характерны: 1) способность к неоформации, т. е. заложению апикальной меристемой зачатков метамеров во время роста побега; 2) образование боковых силлептических побегов; 3) своеобразная структура почечного кольца, разделяющего соседние годичные приросты побега. Для почек характерны: 1) отсутствие специализированных почечных чешуй, что присуще открытым почкам; 2) постоянное образование примордиев пазушных почек (вторичных) у всех метамеров почки. Эти особенности структуры побегов и почек коррелируют с длительным, монотонным, без заметных остановок ростом побегов, который начинается в конце января и заканчивается в ноябре, и, вероятно, им обусловлены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксенова Н. П., Баврина Т. В., Константинова Т. Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция. М., 1973. 182 с.

Ефимова М. А. Время заложения и формирования почек у некоторых древесных пород // Уч. зап. ЛГПИ им. А. И. Герцена. Т. 310. Материалы по флоре и растительности СССР. Л., 1966. С. 224—237.

Михалевская О. Б. Ветвление и ритм роста и развития элементарных побегов у коричников // Тез. докл. VI Коорд. совещ. преподавателей физиологии растений «Совершенствование научно-теоретического и методологического уровня преподавания физиологии растений». Смоленск, 1993. С. 51.

Михалевская О. Б., Джибути Л. Т., Брегвадзе М. А. Структура и развитие побегов и почек *Lindera angustifolia* и *L. communis* (*Lauraceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 51—58.

Михалевская О. Б., Шарашидзе Н. М., Брегвадзе М. А., Джибути Л. Т. Зимостойкость и сезонная динамика развития почек и побегов коричников // Бюл. ГБС. 1993. Вып. 167. С. 65—72.

Пилипенко Ф. С. Иноземные деревья и кустарники на Черноморском побережье Кавказа. Л., 1978. 276 с.

Тихонов В. И. К биологии спящих почек у некоторых видов *Acer* // Лесоведение. 1974. № 1. С. 43—47.

Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М., 1984. 512 с.

Garrison R. Origin and development of axyllary buds: *Betula papyrifera* Marsch. and *Euptelea polyandra* Sied. and Zucc. // Amer. J. Bot. 1949. Vol. 36. N 5. P. 379—389.

Garrison R. Studies in the development of axyllary buds // Amer. J. Bot. 1955. Vol. 42. N 3. P. 257—266.

Halle F., Oldemann R. A. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. An architectural analysis. Berlin—Heidelberg—N. Y., 1978. 441 p.

Tsui Hung-pin. A study on the system of *Lindera* // Acta phytotax. Sinica. 1987. Vol. 25. N 3. P. 161—171.

Московский педагогический
государственный университет

Получено 15 XII 1994

SUMMARY

The shoots and buds of *Lindera citriodora* grown on the shore Black Sea in Georgia were studied. Neoforination and silleptic axillary branched are observed in the shoots. The structure of the scar bud scale zone on the border of the adjacent annual shoot increments is peculiar. Buds are open, all their metamers except 3—4 distal ones always have axillary bud primordia. These peculiarities of bud and shoot structure are connected with long continuous growth of shoots which starts in January and stops in November.

УДК 582.683.2

О. Н. Дубовик

НОВЫЕ МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ ТИПОВОЙ СЕКЦИИ РОДА *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*)

O. N. DUBOVIK. THE NEW MATERIALS TO THE STUDIES OF THE TYPE SECTION OF THE GENUS *CRAMBE* (*BRASSICACEAE*)

Рассмотрены систематическое положение видов секции *Crambe*, их номенклатура и таксономия, уточнены ареалы, критически оценены подсекции типовой секции, выделенные И. И. Халиловым (1991, 1993), пересмотрены пути эволюции рода.

В роде *Crambe*, древнесредиземноморском по происхождению, в настоящее время насчитывается 33 вида, входящих в 7 секций и 6 подсекций (Халилов,

1993). Типовая секция *Crambe* (*Sarcocrambe* DC.) южнопалеарктическая. Остальные 6 секций менее распространенные. Из них 3 описаны И. И. Халиловым: переднецентральноазиатская *Orientecrambe* I. Khalilov, монотипные переднесреднеазиатская *Flavocrambe* I. Khalilov и среднеазиатская *Astrocrambe* I. Khalilov. Кроме секции *Crambe*, до Халилова были известны средиземноморско-африканская *Leptocrambe* DC., олиготипная *Lendrocrambe* DC. (острова Мадейра и Канарские) и монотипная канарская *Rhipocrambe* Svent. Таким образом, почти все секции, за исключением типовой, расположены в субтропическом поясе, в том числе и наиболее продвинувшаяся *Leptocrambe*, представленная однолетниками. Остальные виды — главным образом многолетники.

Мы считаем, что относить самые западные секции *Dendrocrambe* и *Rhipocrambe* к наиболее примитивным (Халилов, 1992) на том основании, что они представлены кустарниками и полукустарниками, нет достаточных оснований. Эти жизненные формы в семействе крестоцветных являются вторичными. Согласно работе В. Е. Аветисян (1981), к *Brassicaceae* относятся 380 родов. Бóльшая часть крестоцветных — однолетние и многолетние травы, есть и полукустарнички. Что касается кустарников, то они представлены единичными, преимущественно африканскими и макаронезийскими видами из 4 родов, включающих в себя и род *Crambe*.

3 секции рода — типовую, *Orientecrambe* и *Leptocrambe* — Халилов (1991) разделил на 2 подсекции. Эти секции являются 3 основными секциями в роде *Crambe*. Секция *Orientecrambe* возникла на побережье Тетиса в субтропиках Азии и сосредоточена там до настоящего времени. Это положение подтверждается исследованиями Халилова (1992), согласно которым на территории Передней и Средней Азии расположены центр видового разнообразия (13 видов, принадлежащих к 5 секциям), а, возможно, и центр происхождения рода. Секция *Crambe* связана главным образом с умеренным поясом и тоже возникла вдоль побережья Тетиса. Это единственная в роде секция умеренного пояса, которая, по Халилову, характеризуется, как *Astrocrambe*, наиболее высоким уровнем специализации.

Как мы уже отмечали, типовая секция включает в себя 2 подсекции — *Crambe* (верхний членик стручочка гладкий или бугорчато-морщинистый, не 4-гранный) и *Tatariae* I. Khalilov (верхний членик стручочка гладкий или сетчато-жилковатый, 4-гранный). 2-я подсекция связана в основном с еврозападноказахстанской степной областью. К 1-й подсекции относятся литоральные и петрофильные виды, распространенные на территории Северо-Западной, Южной и Восточной Европы вплоть до Северного Кавказа и восточного побережья Средиземного моря (Израиль), кроме того, наиболее древний в роде вид *C. kotschyana* Boiss., который встречается в Средней Азии, Иране, Афганистане, Индии и Западном Китае. Этот горный вид поднимается на высоту 1400—4000 м над ур. м., что способствовало широкому его распространению в умеренном поясе. Верхний членик стручочка (плод) у *C. kotschyana* гладкий, тупой, слабо сетчато-жилковатый, с 4 гладкими гранями, губчато-вздутый; створки стручочка довольно тонкие, не твердые. У близкого ему северокавказского эндемика *C. cordifolia* Stev. плоды твердые, как и у остальных видов секции, гладкие. Гладкие или слабобугорчатые плоды характерны и для *C. maritima* L. Что касается плодов северокавказского вида *C. giberrosa* Rupr., то они при созревании проходят несколько стадий. По наблюдениям Е. Г. Черняковской (1939 : 480), у *C. giberrosa* 4-гранность сетчато-морщинистых плодов на экземплярах, собранных О. Алексеенко в Дагестане, по мере созревания плодов сглаживается. То же самое явление наблюдал А. Д. Михеев (in letter) у *C. pinnatifida* R. Br. (с Таманского п-ова), выращенного на Эколого-ботанической станции БИН РАН в Пятигорске. Только в октябре у этого вида плоды приобретают полную зрелость, они шаровидные, бугорчатые, с беловато-фарфоровым оттенком, с ложбинами на месте ребер. Плоды, собранные на 2 недели раньше, сетчатые, с хорошо выраженными ребрами, бурые.

Наши исследования показали, что *C. steveniana* Rupr. является видом, очень близким к *C. pinnatifida*, а *C. grandiflora* DC. идентичен *C. pinnatifida*. Тем не менее оба вида отнесены Халиловым к подсекции *Tatariae*. Это произошло потому, что Халилов из-за неправильных взглядов предыдущих исследователей не смог разобраться с указанными видами.

Согласно работе Халилова (1993), *C. pinnatifida* R. Br. описан из Европы («in Hungariae, Tauria...») и растет в степях и на глинистых склонах. Мы предлагаем другую трактовку этого вида после изучения работ A. P. de Candolle (1824), E. Boissier (1867) и F. Ruprecht (1869). R. Brown описал в 1812 г. под названием *C. pinnatifida* R. Br. литоральное растение, распространенное на побережье Азовского моря, в книге W. Aiton «Hortus Kewensis or a Catalogue of the plants cultivated in the Royal Botanic Garden at Kew». *C. pinnatifida* был выращен в Ботаническом саду Кью из семян, полученных из Венгрии, где это растение выращивалось в Ботаническом саду Будапешта. Его выращивали также в Ботаническом саду Вены (Австрия). *C. pinnatifida* в настоящее время определяется как *C. maritima* auct., за исключением известного нам гербарного образца В. И. Липского (KW, в гербарии И. Ф. Шмальгаузена): «Кубан. обл., Анапа, 2 V 1892», определенного им как *C. maritima* с notae criticae: *C. pinnatifida* R.Br. Det. N. A. Busch, 20 VII 1908. Это дубликат образца, который хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE). В окр. Анапы 17 V 1974 мы снова собрали *C. pinnatifida* с перисторассеченными листьями. Его нахождение здесь можно объяснить тем, что в прежнее время р. Кубань впадала не только в Азовское море, а и в Черное в окр. Анапы. А в плейстоцене Азовское море пересыхало, что, возможно, и привело к возникновению этого вида. При исследовании черешков *C. pinnatifida* («Анапа, 20 VII 1908, det. N. A. Busch») И. И. Халилов и В. И. Трифонова (1992) пришли к выводу, что по своему строению они близки к черешкам *C. maritima* и отличаются от них главным образом бóльшим числом проводящих пучков. Brown сравнивал свой вид с *C. suecica* Miller, 1768, Gard. Dict. (8 ed.), т. е. с прибалтийским *C. maritima*. *C. suecica* тоже выращивался в Ботаническом саду Кью с 1759 г. из семян, полученных из Петербурга. Его листья рассечены на широкие неправильные доли (foliis simpliciter pinnatipartitis vel pinnatifidis laciniis admodum latis irregularibus, nec pinnatisectis, согласно Ruprecht, 1869). Впоследствии этот вид был забыт, по-видимому, потому, что ранее ошибочно считалось, что *C. maritima* описан К. Линнеем не из Крыма, а с берегов Северного моря. Кстати, согласно работе P. Ball (1964), не признающего *C. suecica*, нижние листья *C. maritima* «sinuate-dentate to irregularly pinnatid». Согласно работам De Candolle (1824) и Boissier (1867), у *C. maritima* «foliis radicalibus elliptico-oblongis vel subrotundis undulatis sinautis vel lobatis» и распространен он на побережье Атлантического океана, Средиземного и Черного морей. Ни один из трех указанных исследователей не приводит *C. maritima* для побережья Азовского моря, где, согласно нашим исследованиям, растет не типичный *C. maritima* auct., а *C. pinnatifida* R. Br., для которого наряду с лопастными листьями очень характерны неправильно перистораздельные и даже перисторассеченные листья, тогда как причерноморский *C. maritima*, в том числе и растущий на Южном берегу Крыма, имеет выемчато-зубчатые и лопастные листья, характерные для этого вида. Вопрос об идентичности приатлантического и причерноморского *C. maritima*, по нашему мнению, окончательно не решен. В связи с различием литоральных видов Атлантического и Средиземноморско-Черноморского побережий (например, *Leymus arenarius* (L.) Host. — *L. salulosus* (Bieb.) Tzvel., *Carex ligerica* J. Gay [*C. colchica* subsp. *ligerica* (J. Gay) Egor.] — *C. colchica* J. Gay, *Cakile maritima* Scop. — *C. euxina* Pobed. [*C. maritima* subsp. *euxina* (Pobed.) E. I. Nyárády] и др.) ранее считалось, что на Атлантическом побережье растет *Crambe maritima*, а на Черноморско-Азовском — *C. pontica* Stev. ex Rupr. Однако известно, что Х. Стевен от определения самостоятельности вида

C. pontica отказался. Тем не менее С. С. Станков (1947) пришел к выводу, что у крымских растений по сравнению с западными более мелкий стручочек (верхний членик 7—9 мм дл.), более крупные цветки и более короткие цветоножки. Правда, Ball (1964) пишет, что у европейского *C. maritima* верхний членик 4—5 мм дл., т. е. более мелкий, чем у крымских растений, но в работе Boissier (1867) приведены размеры 4—5 lin., что более правдоподобно и объясняет ошибку Ball. Кроме того, у *C. maritima* s. l. разные числа хромосом — 2n = 30, 60.

По всей вероятности, на побережье Атлантического океана растет *C. suecica*, а на побережье Средиземного (Франция, Израиль) и Черного морей (Европейская Турция, Болгария, Украина, Россия) распространен *C. maritima* s. str. Что касается *C. pinnatifida* s. str., то De Candolle (1824) первым внес путаницу, приведя под этим названием растение из Крыма и Кавказа, но поставив ошибочно на первое место Венгрию, где оно выращивалось в Ботаническом саду Будапешта: «in campis Hungariae, Tauriae et in desertis Caucasi». Из сродства *C. pinnatifida* он описал с побережья Таманского п-ова голое растение *C. grandiflora* DC. (1821, Reg. Veg. Syst. Nat.) с перистораздельными листьями (foliis pinnatipartitis), тогда как у *C. pinnatifida*, по De Candolle, листья перистонадрезанные. О *C. grandiflora* он пишет: «An *C. maritima* var.?». Но уже Boissier (1867) относит *C. grandiflora* в синонимы к *C. pinnatifida* («foliis radicalibus pinnatifidis vel partitis») и указывает для последнего вида крымско-северокавказский ареал.

Таким образом, ни De Candolle, ни Boissier, ни тем более Халилов не рассматривали *C. pinnatifida* в качестве литорального растения. Ф. Рупрехт (Ruprecht, 1869) первым отделил приазовское литоральное растение *C. pinnatifida* (*C. grandiflora* s. str.) от мелового крымско-северокавказского родственного вида, который он назвал *C. steveniana* Rupr. На этот вид в Крыму обратил внимание Стевен (Steven, 1857), сравнив его с *C. pinnatifida*. Позже оба вида (*C. grandiflora* и *C. steveniana*) стали рассматриваться как близкие к *C. tataria*. Этой же точки зрения придерживался и Халилов. Как это произошло, мы покажем далее. У *C. pinnatifida* «silicula mutica» (De Candolle, 1824), т. е. верхний членик стручочка без острия, а для *C. steveniana* Рупрехт описал f. *oxycarpa* Rupr. Это действительно очень характерная форма *C. steveniana*; Черняковская возвела эту форму в ранг вида *C. oxycarpa* (Rupr.) Czernyak. nom. nud. и привела ее для Западного Кавказа (Гроссгейм, 1949), так как она тоже считала, что *C. steveniana* из родства *C. tataria*.

C. steveniana — крупное растение, сизое, голое, с крупным членением листа. Этот вид отличается от *C. pinnatifida* как по форме плодов, так и по амплитуде изменчивости листьев, которая у *C. steveniana* меньше, чем у *C. pinnatifida*. *C. steveniana* — ксеромезофит, более западный замещающий вид по отношению к ксерофиту *C. giberrosa* из Восточного Предкавказья, отличается от него отсутствием опушения, бо́льшими размерами и географическим распространением. *C. giberrosa* растет на меловых холмах и на песках на берегу Каспийского моря. Наиболее западные нахождения *C. giberrosa* известны на востоке Ставропольского края в бассейне р. Кумы: на полях и в оврагах в 10 км к юго-востоку от с. Прасковеи, с. Урожайное (Танфильев и др., 1976).

C. steveniana растет на мергелисто-меловых склонах. Исследованные образцы (KW): Крым, между Симферополем и Бахчисараем, на мергеле, степные склоны, 2 V 1958, М. Котов, Т. Омельчук; Бахчисарайский р-н, окр. Новопавловки, выходы мела, 8 VII 1956, М. Котов; там же, 24 V 1973, О. Дубовик; с. Тополя, 4 VI 1980, Я. Дидух, Л. Вакаренко; Белогорск, мергелисто-меловые склоны, 4 VIII 1955, М. Котов; там же, VII 1959, М. Котов, В. Протопопова, В. Страшко; Белогорский р-н, с. Мичурино, мергель, 22 VII 1956, М. Котов; Северный Кавказ, Ессентуки, Острый курган, 6 VI 1909, М. Я. Савенков.

Некоторую путаницу в понимание *C. steveniana* внес в 1894 г. В. И. Липский, который предложил этот вид отнести в синонимы к *C. grandiflora*. Вот

почему сейчас (Лукс, 1984; Киселева, 1988) вслед за А. А. Гроссгеймом (1950) в ареал *C. steveniana* включают и Таманский п-ов, откуда описан *C. grandiflora*. В 1895 г. вышел 1-й том «Флоры Юго-Западной России, Крыма и Северного Кавказа» И. Ф. Шмальгаузена (через год после его смерти), в котором он отмечает, что *C. steveniana* не известный ему вид.

Что же касается *C. grandiflora*, то Шмальгаузен правильно сравнивает его с *C. maritima*, но отмечает у него жесткореснитчатые листья. Дело в том, что еще в 1857 г. Стевен отметил, что *C. grandiflora* отличается от *C. tataria* только крупными цветками. Это произошло потому, как объясняет Рупрехт, что экземпляр *C. tataria*, находившийся в коллекции М. Биберштейна, бывшей в распоряжении Стевена, был собран во второй половине лета с оголенными листьями. По-видимому, благодаря этой особенности *C. tataria* Ball (1964) отнес *C. pinnatifida* в синонимы к *C. tataria*. Шмальгаузен тоже уже в 1886 г. во «Флоре Юго-Западной России» привел *C. pinnatifida* не только для Крыма и Кавказа, как Декандоль и Буасье, но и для Курской и Харьковской губерний, где растет только *C. tataria*. Книга Рупрехта имелась в библиотеке Шмальгаузена, но он рано умер и не успел как следует ее изучить. Именно эта книга сейчас хранится в библиотеке Института ботаники НАН Украины. Рупрехт тоже рано умер (в 1870 г., через год после опубликования своей книги). Таким образом, в течение 100 лет *C. steveniana* и *C. grandiflora*, с легкой руки Шмальгаузена и Липского, рассматриваются рядом с *C. tataria*. С другой стороны, равнинный степной вид *C. tataria* отличается от близкого горного вида, до сих пор не описанного, который все исследователи принимают со времен Шмальгаузена за *C. grandiflora* auct. и *C. tataria* auct. (Станков, 1947; Гроссгейм, 1949). На это указывают и числа хромосом: у *C. tataria* s. l. 2n = 60, 120; у *C. grandiflora* auct. 2n = 120.

И. И. Халилов и Д. В. Архангельский (1991) исследовали пыльцу *C. grandiflora* auct. из Белогорска. Оказалось, что эта пыльца и исследованная ими пыльца под названием *C. tataria* из Турции почти идентичны (экваториальный диаметр пыльцы 19.2—20.4 и 20.1—20.4 мкм). Мы пришли к выводу, что в Малой Азии растет близкая к *C. grandiflora* auct. эндемическая горная раса *C. parviflora* Hub.-Mor. et Reese (Hedge, 1965), которую Халилов отнес в синонимы к *C. tataria*. Она отличается от *C. tataria* несколько более крупными верхними члениками стручочка, более мелкими лепестками и более короткими цветоножками. Нужно отметить, что Л. А. Куприянова (Куприянова, Алешина, 1972) исследовала пыльцу *C. tataria* (экваториальный диаметр пыльцевых зерен 16.8—18.0 мкм) из заповедника «Хомутовская степь» (Украина, Донецкая обл.). Этот заповедник находится к северу от Азовского моря. Мы можем высказать еще и другое предположение: Куприянова и Алешина (1972) исследовали пыльцу не *C. tataria*, а *C. aspera* Bieb. Халилов и Архангельский приводят для пыльцы *C. aspera* экваториальный диаметр 18.1—18.7 мкм (Крым, Керченский п-ов). Согласно нашим исследованиям, в заповеднике «Хомутовская степь» растет не 1, а 2 вида — *C. tataria* и *C. aspera*, при этом очень редкий второй вид поглощается первым. Недаром Куприянова и Алешина отмечают, что в препарате присутствует до 20 % деформированных пыльцевых зерен.

Мы считаем вслед за Ball (1964), что *C. aspera* более близок к *C. tataria*, нежели к *C. giberrosa*. Таким образом, к подсекции *Tatariae* относятся *C. tataria* и близкие восточноевропейские виды *C. litwinowii* K. Cross, *C. aspera*, крымско-северокавказский *C. pseudograndiflora* Dubovik nom. nud. (*C. grandiflora* auct.) и малоазиатский *C. parviflora*, а к подсекции *Crambe* — *C. maritima, C. suecica, C. pinnatifida* (*C. grandiflora* DC.), *C. steveniana, C. giberrosa, C. kotschyana* и *C. cordifolia*.

В типовой подсекции среди европейских видов наиболее древним является средиземноморско-черноморский *C. maritima* с разорванным ареалом, от этого вида на северо-западе отделился *C. suecica*, а на юго-востоке — вид *C. pinna-*

tifida, с которым тесно связаны *C. steveniana* и *C. giberrosa*. Последний вид ближе всего примыкает к подсекции *Tataricae*.

Что же касается родственных связей азиатского вида *C. kotschyana* с северокавказским эндемиком *C. cordifolia*, то они могли осуществляться через территорию, которая ранее находилась между двумя глубокими осадочными бассейнами с «безгранитной» (палеоокеанической) корой — Прикаспийским и Южнокаспийским. Вполне возможно, что предки этих видов дивергировали и дали начало двум линиям развития — средиземноморско-европейской литоральной и еврозападноказахстанской степной.

Мы ранее (Дубовик, 1991) высказывали предположение, что Крымско-Новороссийская провинция возникла в альпийское время в результате Ялтинско-Южноазовского разлома, по А. В. Чекунову (1990а), и на протяжении всего своего существования формировалась под влиянием трех факторов — секторности, зональности и вертикальной поясности. Если наше предположение верно, то указанный тектонический разлом, как и связанные с ним явления (Чекунов, 1990б), заметно отразился на эволюции рода *Crambe*, его типовой секции. Типовая подсекция связана с морскими бассейнами (современными и палеобассейнами), на нее повлияли секторность и поясность (*C. kotschyana*). Подсекция *Tatariae* связана с зональностью (*C. tataria* и близкие виды), а также с поясностью (*C. pseudograndiflora* поднимается до среднего горного пояса, *C. parviflora* растет на высоте 900—1400 м над ур. м.). Более того, на юге Восточной Европы, в Крыму и на Северном Кавказе сосредоточены почти все виды секции *Crambe*, за исключением *C. litwinowii* и *C. kotschyana*, а также 2 вида из секции *Orientecrambe* (*C. koktebelica* (Junge) N. Busch, *C. mitridatis* Juz.). Таким образом, в этом районе находится один из центров рода, в котором насчитывается 9 видов.

Халилов (1992) наметил в пределах Древнего Средиземья три центра рода — Макаронезию (6 видов), собственно Средиземноморье (4) и Переднюю Азию (11 видов). Выделение Халиловым центра в собственно Средиземноморье не выдерживает критики. К этому центру отнесены 4 вида — *C. hispanica* L. (почти все Средиземноморье), *C. filiformis* Jacq. (Северная Африка, Южная Испания), *C. kralikii* Koss. (Северная Африка) из секции *Leptocrambe* и *C. maritima* (Франция, Европейская Турция, Израиль) (Med-Chelkist, 1986). Поскольку все они встречаются главным образом в Западном Средиземноморье, их можно объединить с видами из Макаронезии. Всего в юго-западном центре рода сосредоточено 10 видов, в юго-восточном — 11, а в выделенном нами северо-восточном центре — 9. Он интересен тем, что находится за пределами Древнего Средиземья, на его северной окраине.

В заключение выражаю признательность А. Д. Михееву (Эколого-ботаническая станция БИН РАН в Пятигорске) и Г. С. Куковица (Ботанический сад им. А. С. Фомина, Киев), благодаря которым мы имели возможность изучать виды *Crambe* L.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Семейство Крестоцветные // Жизнь растений. М., 1981. Т. 5(2). С. 67—74.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Т. 4. 2-е изд. М.—Л., 1950. 333 с.

Дубовик О. Н. Систематика и эволюция ковылей Крымско-Новороссийской ботанико-географической провинции и прилегающих территорий // Систематика и эволюция злаков. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. Краснодар, 1991. С. 36—37.

Киселева К. В. Катран Стевена // Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. С. 101—102.

Котов М. И. Сем. *Brassicaceae* Burnett — Крестоцветные // Флора европейской части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Л. А. Алешина. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Л., 1972. Т. 1. С. 66—67.

Липский В. И. Заметка о флоре Крыма. Киев, 1894. (Оттиск «Зап. Киевского о-ва естествоисп.»). Т. 13. С. 407—421.

Лукс Ю. А. Катран Стевена // Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М., 1984. Т. 2. С. 112—113.

Станков С. С. Сем. *Cruciferae* Juss. // Е. В. Фульф. Флора Крыма. М.—Л., 1947. Т. 2. Вып. 1. С. 229—318.

Танфильев В. Г., Дзыбов Д. С., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Т. Краткий обзор редких и исчезающих видов растений Ставропольского края, подлежащих охране // Охрана ценных, редких и исчезающих видов растений Ставропольского края. Ставрополь, 1976. С. 120—139. (Тр. Ставропольского НИИ сельского хозяйства. Вып. 39).

Халилов И. И. Система рода *Crambe* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1612—1613.

Халилов И. И. Монография рода *Crambe* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1992. 19 с.

Халилов И. И. Конспект рода *Crambe* (*Brassicaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 1. С. 107—115.

Халилов И. И., Архангельский Д. Б. Палинологическое изучение видов рода *Crambe* (*Brassicaceae*) в связи с систематикой // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1582—1586.

Халилов И. И., Трифонова В. И. Сравнительно-анатомическое исследование черешка представителей рода *Crambe* (*Brassicaceae*) в связи с его систематикой и филогенией // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 1. С. 33—34.

Чекунов А. В. Крым в системе разломов Черноморского региона // ДАН УССР. Сер. Б. Геол., хим. и биол. науки. 1990а. Вып. 3. С. 20—24.

Чекунов А. В. Сейсмическая эмиссия и разноэтажная тектоника в Черноморском регионе // ДАН УССР. Сер. Б. Геол., хим. и биол. науки. 1990б. Вып. 11. С. 27—31.

Черняковская Е. Г. Род *Crambe* L. // Флора СССР. М.—Л., 1939. Т. 8. С. 473—491.

Шмальгаузен И. Флора Юго-Западной России. Киев, 1886. 783 с.

Шмальгаузен И. Флора Средней и Южной России, Крыма и Северного Кавказа. Т. 1. Киев, 1895. 468 с.

Ball P. W. Crambe L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 344—345.

Boissier E. Flora Orientalis. Vol. 1. Genevae, 1867. 1017 p.

De Candolle A. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Pt 1. Parisiis, 1824. 748 p.

Hedge I. C. Crambe L. // Flora of Turkey and the Aegean Islands. Edinburgh, 1965. Vol. 1. P. 272—273.

Med-Cheklist. A critical inventory plants of the circum-mediterranean countries. Vol. 3 / Ed. by W. Greuter, H. M. Burdet, G. Long. Geneva, 1986. 458 p.

Ruprecht F. J. Flora Caucasi. Pars 1. St. Petersbourg, 1869. 302 p.

Steven Ch. Verzeichniss der auf der taurischen Halbinsel wildwachsenden Pflanzen. Moskau, 1857. 412 S.

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного
НАН Украины
Киев

Получено 16 XII 1993

SUMMARY

The systematic position of species of the genus *Crambe* (*Brassicaceae*) type section, their nomenclature and taxonomy are considered, their areas are specified, subsections of the type section, which are established by I. I. Chalilov (1991, 1993), are critically estimated and the lines of the genus evolution are revised.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.344.823

Р. Н. Шляков

ЕЩЕ РАЗ О «*BRYUM SCHLEICHERI* VAR. *LATIFOLIUM*» (*BRYOPSIDA, BRYACEAE*)

R. N. SHLYAKOV. ONCE AGAIN ON «*BRYUM SCHLEICHERI* VAR. *LATIFOLIUM*» (*BRYOPSIDA, BRYACEAE*)

Показано, что таксон, широкоизвестный как *Bryum schleicheri* var. *latifolium*, является особым, хорошо отграниченным от *B. schleicheri* и не близкородственным ему видом — *B. latifolium* (Schwaegr.) Brid., отличающимся от него по ряду важных признаков. Приведены признаки гаметофита и спорофита обоих видов, пределы варьирования этих признаков. Сделан вывод о том, что *B. schleicheri* var. *latifolium* в первоначальном его понимании не вполне тождествен *B. schleicheri* var. *latifolium* в традиционной трактовке, т. е. *B. latifolium*. Приведены синонимика, лектотип и распространение вида.

Среди представителей рода *Bryum* Hedw. наряду с видами, играющими незначительную роль в сложении растительных сообществ и приуроченными в основном к слабо задернованным субстратам, имеются таксоны, в известных условиях (обычно в гидрофитных сообществах) являющиеся существенными компонентами, а нередко и эдификаторами или соэдификаторами фитоценозов. К числу таких таксонов относится мох, широкоизвестный как *B. schleicheri* Schwaegr.[1] var. *latifolium* (Schwaegr.) Schimp. Между тем с традиционной трактовкой его как разновидности *B. schleicheri* согласиться нельзя. Тем более неприемлема его трактовка как просто *B. schleicheri* некоторыми ботаниками и даже специалистами-бриологами (Лазаренко, 1955; Мельничук, 1970, 1989).

Ранее мною (Шляков, 1961а,б) было показано, что *B. schleicheri* var. *latifolium* должен рассматриваться как особый вид *B. latifolium* (Schwaegr.) Brid. Доводом в пользу такой трактовки я считаю не только наличие устойчивых существенных различий по не связанным между собой признакам между настоящим *B. scleicheri* и *B. schleicheri* var. *latifolium* (Шляков, 1961а), но и совместное произрастание обоих таксонов без каких-либо промежуточных форм. Мною (Шляков, 1961б : 210, 212) были исследованы 4 образца из сборов от истоков р. Роны (образцы хранятся в гербарии мхов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН — LE)). Сборы из этого местонахождения приведены в «Bryologia europaea» (Bruch, Schimper, 1839 : 66), в перечне местонахождений *B. turbinatum* (Hedw.) Schwaegr. var. *latifolium* (Schwaegr.) Br. et Schimp. Из 4 образцов в 3 четко выраженный *B. latifolium* представлен в смеси или с примесью также четкого *B. schleicheri*, и лишь 4-й — чистый *B. latifolium*.

К сожалению, мое разъяснение не нашло признания ни в зарубежной, ни в отечественной литературе (Савич-Любицкая, 1970). Более того, в монографии J. Podpěra (1973) для «*Bryum turbinatum* subsp. *schleicheri* (Schwaegr.) Kindb.

[1] Правильнее — *B. schleicheri* DC., поскольку описание A. P. De Candolle (1815) предваряет описание F. Schwaegrichen (1816).

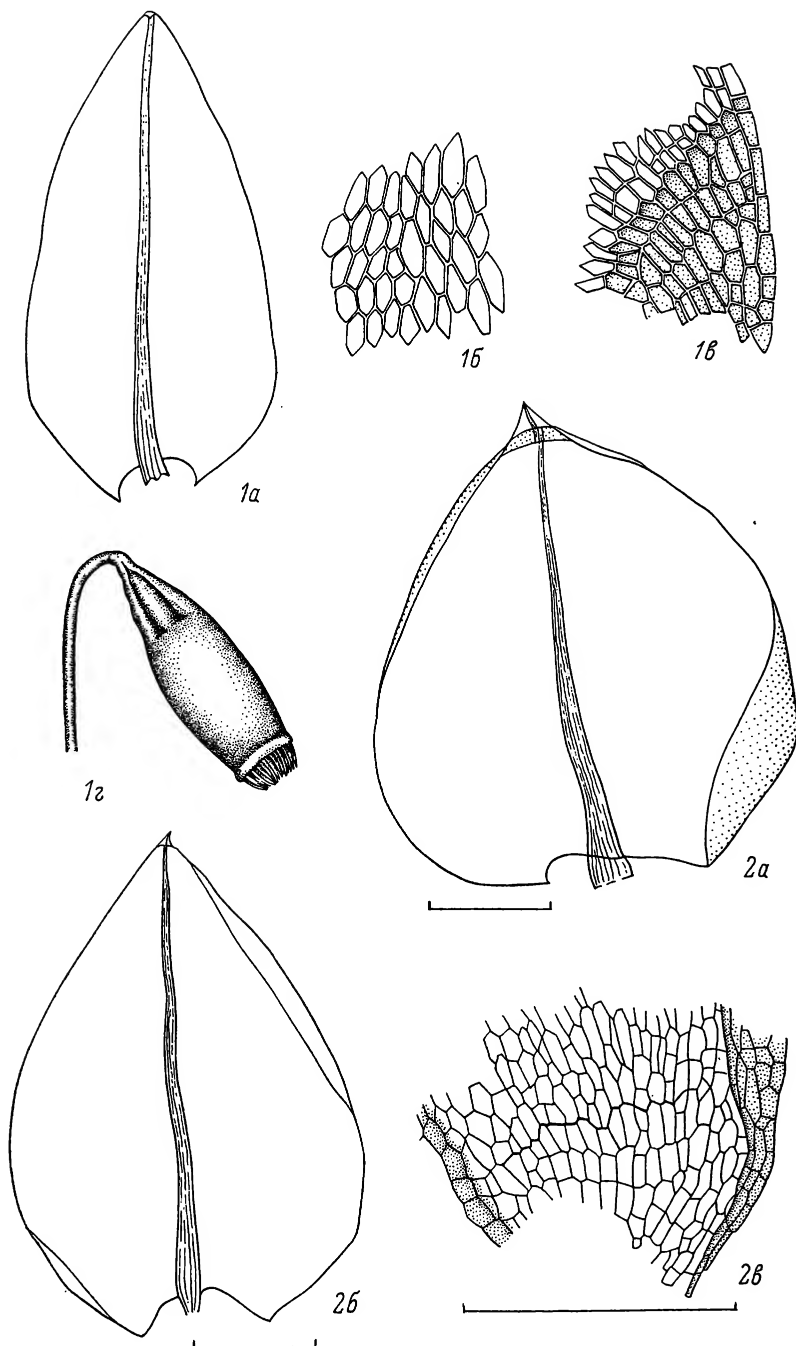


Рис. 1.

«*Bryum turbinatum* Schwaegr. subsp. *schleicheri* Kindb. var. *schleicheri*»: *1a* — подверхушечный лист, *1б* — клетки середины листа, *1в* — угловые клетки основания листа, *1г* — коробочка (по: Podpěra, 1973, im. 33); *B. latifolium* (Schwaegr.) Brid.: *2a, 2б* — листья, *2в* — угловые клетки (лектотип — Mnium latifolium). Масштабная линейка: *2a, 2б* — 1; *2в* — 0.5 мм.

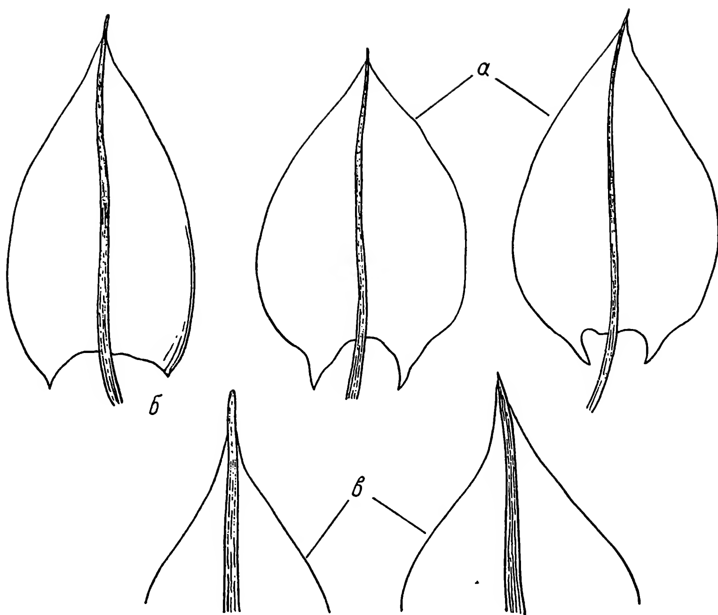


Рис. 2. *Bryum schleicheri.*

а, б — листья (*а* — с молодого побега, *б* — со стебля), *в* — верхушки листьев (по: Schwaegrichen, 1816, tab. 73; контуры, увел.).

var. *schleicheri*», т. е. для типичного *B. schleicheri* (im. 33, *a—d*; рис. 1, *1*), дается изображение деталей, характерных для *B. latifolium.*[2] Возможно, что этим обусловлено отождествление «var. *latifolium*» с типичным *B. schleicheri* в современных списках мхов (Corley et al., 1981; Игнатов, Афонина, 1992; Duell, 1992); при этом Duell считает несомненным то, что *B. schleicheri* var. *latifolium* является лишь экологической формой, обусловленной влиянием вод тающих снегов.

Это объясняется в значительной степени, по-видимому, авторитетом авторов «Bryologia europaea», утверждавших, что существует постепенный переход от *Bryum turbinatum* var. *α*, т. е. *B. turbinatum* (Hedw.) Turn. в узком смысле, к var. *γ latifolium*, включающему в себя в их понимании и *B. latifolium*. Это утверждение, которое поддержали и другие авторы (в том числе и монограф рода J. Podpěra), мною не было должным образом проанализировано и сохранило свою действенность. Кроме того, как теперь выяснилось, некоторые важные различия между видами не были подчеркнуты.

Проанализировав повторно первоначальные материалы и гербарные образцы по обоим видам (кстати, Schwaegrichen отнес их к разным родам!), я пришел к окончательному выводу о глубокой ошибочности объединения обоих таксонов в один вид.

Мною изучены оригинальные описания обоих видов (De Candolle, 1815; Schwaegrichen, 1816), многочисленные гербарные образцы в гербарии мхов БИН, включая присланный J. Schleicher образец *B. latifolium* («*Mnium latifolium* Schleicher misit»), который логично считать одним из типовых образцов (см.: Schwaegrichen, 1816 : 138).

---

[2] Заметим, что изображение сделано с образца от истоков р. Роны («sources dú Rhona, Schimper»), тогда как в списке просмотренных местонахождений для «var. *schleicheri*» (p. 243) это местонахождение отсутствует, но имеется для «var. *latifolium*» (p. 251). Что касается изображений «var. *latifolium*» (im. 34 m, 35, 36, *a—d*), то они не могут быть отнесены к этому таксону, причем часть из них вообще не имеет отношения к *B. schleicheri* s. l. (листья с отогнутыми почти до верхушки краями или с наибольшей шириной у середины и выше!).

Кроме вышеуказанных образцов от истоков р. Роны, в которых представлены растения обоих видов со спорогонами различной величины, мною исследованы многочисленные образцы из гербария мхов БИН, в том числе со спороносящими растениями из других мест. К последним относятся следующие.

B. schleicheri.

(Австрия): Tirolia (Vorarlberg), ad Lünersee, ad solo calcareo, C. Loitlesberg [без даты] (Kryptog. exsicc., N 587); in alpibus carinthiacis, leg. Hoppe [без даты]; in arenosis humidis alpinis: am untersten Pasterzengletscher, N 462, Hoppe et Hornschuch [без даты]; Steiermark, Schnittlauchmoor bei Mitterndorf, 1600 m, 21 VII 1886, I. Breidler (Швейцария): Rhaetia, Schlügenstrasse, 1550 m, 18 VI 1876, Holler; Кавказский заповедник, под горой Оштен, в ручье, 9 VII 1936, Л. Васильева; Туркестан, урочище Бахмир, 20 VI 1895, С. Коржинский; Памир, в рукаве Мургаба между Памирским постом и Ша-Джуном, № 2, 12 VII 1901 (Plantae Fedtschenkoanae Turkestanicae); Дарваз, спуск с перевала Ситарг, № 1130, 16 VII 1916, Б. и А. Федченко, О. Кнорринг, Е. Черняковская; «Sarafschan, 1893, leg. V. Komarow».

B. latifolium.

(Австрия): Sumpfige Stellen bei den Ursprunghütten, 4500 m, 1 VIII 1870, I. Breidler; (Кавказ): «Зекарский перевал, Тифлисск.×Кутаисск. губ. (Абастуман)», 20 VI 1892, В. Липский; Кавказский гос. заповедник, ключевое болотце на южном склоне к истокам р. Бамбачки, 1 VIII 1930, А. Лесков.

Вместе с тем я критически рассмотрел трактовку «var. *latifolium*» авторов «Bryologia europaea».

Описание Schwaegrichen сопровождается изображениями *B. schleicheri* и его деталей (рис. 2), которые дают четкое представление о виде. Я убедился в том, что мнение относительно наличия промежуточных форм между *B. schleicheri* и «var. *latifolium*» в значении *B. latifolium* лишено оснований. Сопоставление признаков обоих видов приведено в таблице.

B. latifolium отличается от *B. schleicheri* прежде всего формой листьев, которую по сочетанию собственно формы и характера вогнутости можно охарактеризовать как ложковидную (с различными вариантами). При этом отличительной чертой вида является редкий, если не уникальный в роде способ прикрепления листьев: основание их не низбегающее, как бывает у многих видов, в том числе и у *B. schleicheri*, а полустеблеобъемлющее, с чем связано наличие довольно четко дифференцированной большой группы вздутых клеток, напоминающих «листовые крылья» бокоплодных мхов (рис. 1, *1в, 2б*). Характерными признаками вида являются отогнутая, обычно зубчатая верхушка листа и широкая, резко отграниченная от значительно более широких клеток пластинки, чаще 4—6(8)-рядная кайма, в верхней части нередко с мелкими острыми зубцами. Все эти признаки представлены у типового образца вида (рис. 1, *2*). Есть различия между видами и в строении спорофита, отмеченные мною ранее (Шляков, 1961а). Четкие различия между обоими видами хорошо прослеживаются на растениях видов из вышеупомянутых образцов от истоков р. Роны (ср. рис. 3, *1б, 1в* и *2в*).

Не подлежит сомнению то, что *B. schleicheri* и *B. latifolium* не только не могут быть объединены в один вид, но и не являются близкородственными в отличие от пары *B. turbinatum—B. schleicheri*.[3] По существу *B. latifolium* занимает изолированное положение в секции *Leucodontium* (Broth.) Amann (у него своеобразное прикрепление листьев!).

Я считаю, что разгадка представления авторов «Bryologia europaea» (Bruch, Schimper, 1839) о существовании переходов между *B. turbinatum* var. *plaelongum* Br. et Schimp., т. е. *B. schleicheri*, и «var. *latifolium*» кроется в том, что *B. turbinatum* var. *latifolium* этих авторов, как и *B. schleicheri* var. *latifolium* в понимании W. Schimper (1876), отнюдь не идентичны *B. latifolium*: в них объединяются растения 2 разных видов, и прежде всего сравнительно широколистных форм *B. schleicheri*.

В пользу этого положения свидетельствует следующее.

---

[3] Вероятно, правильнее рассматривать эти 2 таксона как экологические варианты одного вида — *B. turbinatum*: по признакам гаметофита они связаны промежуточными формами (см.: Шляков, 1961б; Podpěra, 1973:28), а по признакам спорофита фактически не различаются.

Признаки видов *Bryum schleicheri* и *B. latifolium*

Признаки	*Bryum schleicheri*	*Bryum latifolium*
Форма, размеры листа	От яйцевидно-ланцетных и ланцетных до широкояйцевидных, более или менее постепенно заостренные, от почти плоских до почти чашевидно вогнутых (чаще лодочковидные вогнутые), (1.8) 2.5—3.8 мм дл., (0.8) 1.2—2.2 мм шир. (рис. 2, *а, б;* 3, *1а—1д*)	От продолговато-яйцевидных и эллиптических до широкояйцевидных, в верхней части с более или менее выпуклыми краями, чаще с туповатой или короткозаостренной верхушкой, ложковидно вогнутые, вверху часто несколько колпачковидно стянутые, редко (на сильно обводненных местах) почти плоские (рис. 1, *1а, 2а, 2б;* 3, *2а—2в*), 2.3—4 мм дл. и (1.05) 1.2—2.7 мм шир. (нижние до 2 мм дл.)
Основание листа: характер прикрепления, клеточная сеть	От почти не низбегающего у густо облиственных растений до длинно- и широконизбегающего у рыхло облиственных (рис. 3, *1е*); клетки к основанию постепенно расширяющиеся	Полустеблеобъемлющее, не низбегающее или (у рыхло облиственных растений) узконизбегающее от стеблеобъемлющей части (рис. 3, *2г—2е*); клетки у основания довольно четко дифференцированы (рис. 1, *1в, 2б*)
Верхушка листа	Не отграниченная от остальной части пластинки, цельнокрайная или со слабо выступающими концами клеток, редко с единичными прямоугольными зубцами (рис. 4, *1а*)	Обычно отогнутая, четко отграниченная от сильно вогнутой верхней части пластинки, зубчатая, реже почти цельнокрайная (рис. 1, *2а;* 3, *2ж*; 4, *2а*)
Край листа	Цельный, внизу отогнутый	Часто вверху расставленно-мелкозубчатый (рис. 4, *2г*), плоский
Листовая кайма	2—5-рядная, из клеток в среднем 10—14 мкм шир., не резко отграниченная от клеток пластинки, иногда не выраженная (рис. 4, *1б*)	(2) 4—6 (8)-рядная, из узких клеток, в среднем 8—10 мкм, редко, у листьев с 2-рядной каймой, около 14 мкм шир., обычно резко, лишь на небольших участках иногда не резко отграниченная (рис. 4, *2б, 2в*)
Коробочка	Продолговато-грушевидная или иногда грушевидная, с крышечкой, 2.7—4 мм дл., 1.0—1.6 мм шир. (открытая 2.2—3.5 мм дл.)	Продолговато-грушевидная, с крышечкой, (3.5) 3.8—5.3 мм дл., 1.5—2.1 мм шир. (открытая (3) 3.3—4.5 мм дл.)
Клетки экзотеция	В среднем 18—23 (25) мкм шир. (рис. 4, *1в*).	В среднем 15—18 (19) мкм шир. (рис. 4, *2д*).
Зубцы наружного перистома	(360) 420—550 мкм дл.	570—800 мкм дл.
Отростки внутреннего перистома	Узкотреугольно-ланцетные (отношение длины к ширине 4—5 : 1) (рис. 4, *1г*)	Линейно-ланцетные (отношение длины к ширине 6—7 : 1) (рис. 4, *2е*)

Примечания. 1) Длина зубцов перистома, приводимая в работе Р. Н. Шлякова (1961а), скорее всего завышена. 2) Кроме прилагаемых к статье рисунков, детали растений характеризуются на рис. 11—13 (Шляков, 1961а) и на рис. 4, 5 (Шляков, 1961б).

Впервые комбинация var. *latifolium* опубликована в «Bryologia europaea» (Bruch, Schimper, 1839 : 65) в составе *B. turbinatum*, понимаемого широко, с включением в него 3 разновидностей: var. α, т. е. *B. turbinatum* в узком смысле, var. β *praelongum* Br. et Schimp., т. е. сравнительно слабые формы *B. schleicheri* (f. *tenerius* Schwaegr.), и var. γ *latifolium* Br. et Schimp.; при этом: 1) в синонимике последней разновидности на первом месте находится *B. schleicheri* и лишь затем следуют *Mnium latifolium* и *Bryum Polla latifolia* Brid.; 2) несмотря на то что упоминавшиеся сборы от истоков р. Роны («ad Rhodani fontes copiosissime, auctores cum amicis Mühlenbeck et Blind, Augusto 1838 legerunt») представляют собой смесь 2 видов (см. выше), они трактуются как растения одного таксона —

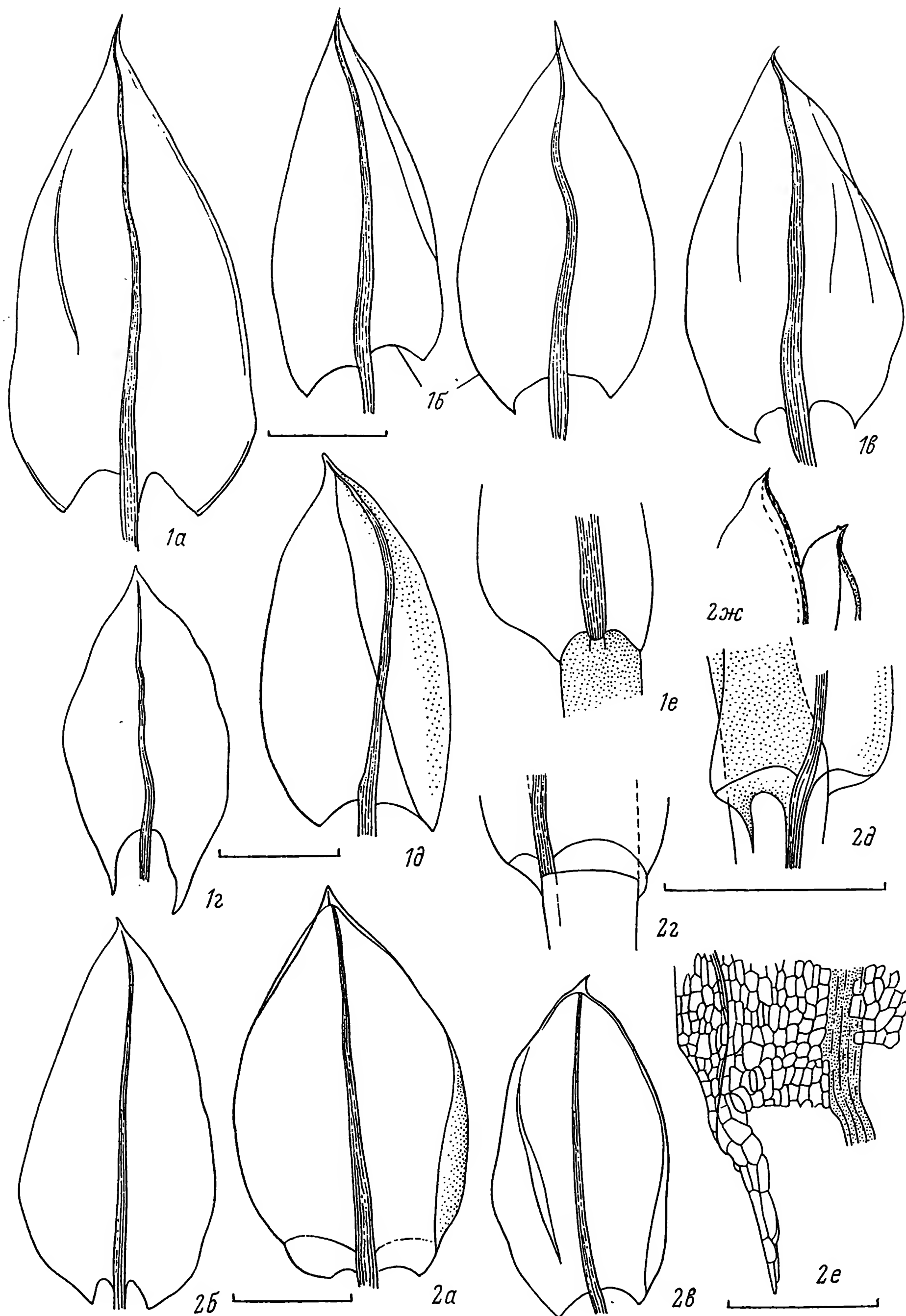


Рис. 3.

Bryum schleicheri: *1а—1д* — листья (*1а—1в* — растений от истоков р. Роны, *1б, 1в* — из смешанной дерновинки, *1г* — рыхло облиственного растения, Sommier et Levier, Аджария, *1д* — широколиственной модификации «*Bryum turbinatum* var. *schleicheri* oder var. *latifolium* Molendo»), *1е* — прикрепление листа; *B. latifolium*: *2а—2в* — листья растений от истоков р. Роны (*2в* — из смешанной дерновинки), *2г, 2 д* — прикрепление листьев (*2д* — с рыхло облиственного растения (В. Б. Сочава, Е. С. Наумова, Аджария)), *2е* — часть низбегающего основания листа рыхло облиственного растения, *2ж* — верхушки листьев с частью пластинки (вид сбоку). Масштабная линейка: *1а—1е*, *2а—2в* — 1; *2г—2ж* — 0.5 мм.

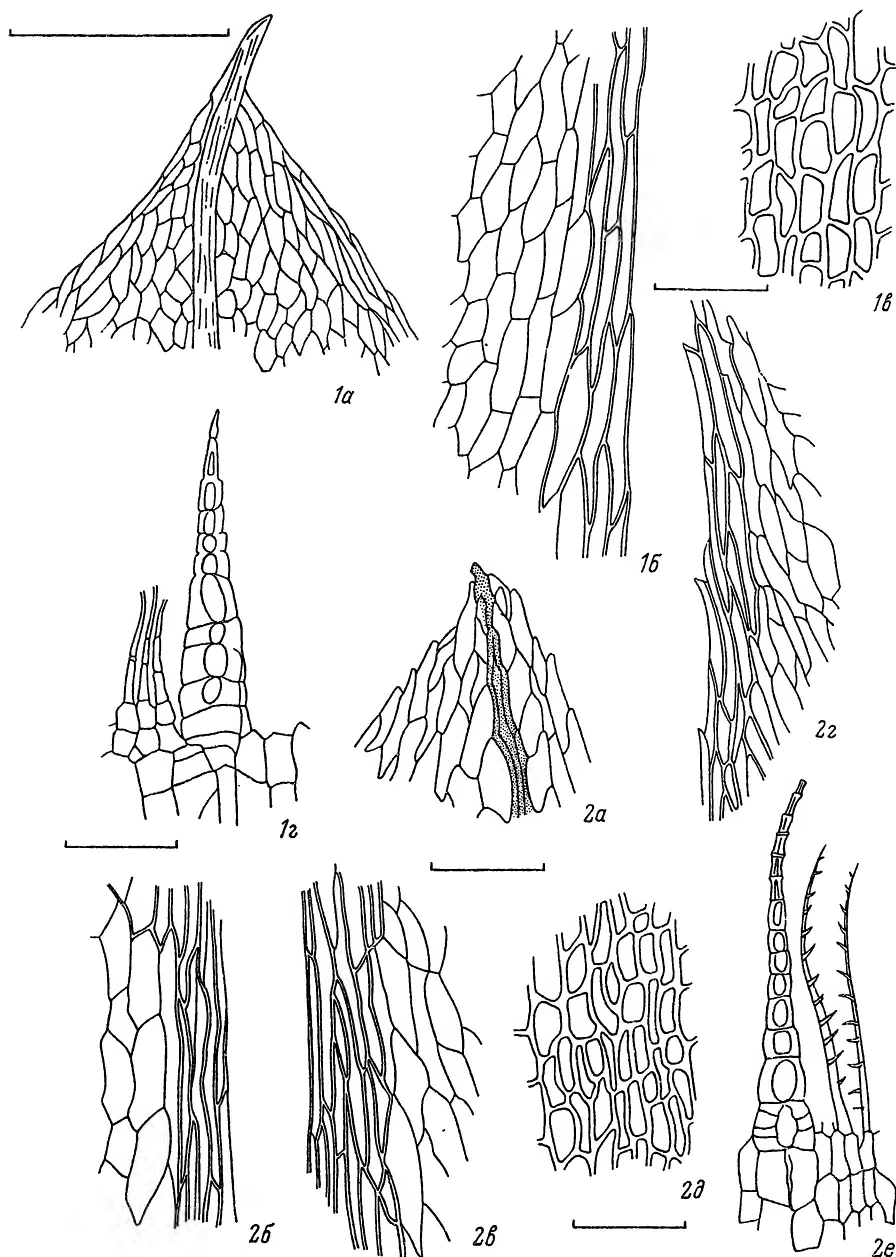


Рис. 4.

Bryum schleicheri: *1a* — верхушка листа, *1б* — клетки каймы листа, *1в* — клетки экзотеция, *1г* — часть внутреннего перистома (реснички обломаны); *B. latifolium*: *2a* — верхушка листа, *2б, 2в* — клетки каймы разных листьев, *2г* — верхняя часть края листа с расставленными зубцами, *2 д* — клетки экзотеция, *2е* — часть внутреннего перистома. Масштабная линейка: *1a* — 0.3; *1б—1г, 2a—2е* — 0.1 мм.

B. turbinatum var. *latifolium*; 3) на табл. 32 в «Bryologia europaea» под *γ* даны четкие изображения растений «var. *latifolium*», которые, однако, не могут быть отнесены к *B. latifolium* (у них постепенно заостренные листья с низбегающим,

а не стеблеобъемлющим основанием!): это *B. schleicheri* (не из смешанного ли сообщества от истоков р. Роны?).

Schimper (1876 : 462), восстанавливая видовую самостоятельность *B. schleicheri*, к которому он относит и var. *latifolium*, утверждает, что на изображении *B. schleicheri* у Schwaegrichen (1816, tab. 73) представлена форма, переходная к «var. *latifolium*», с чем согласиться нельзя, если отождествлять «var. *latifolium*» с *B. latifolium* (рис. 2).

Возникает вопрос: на каком основании авторы «Bryologia europaea» (Bruch, Schimper, 1839 : 67), отмечая специфический характер растений *B. latifolium*, или «шлейхеровского» *Mnium latifolium* («не приходится удивляться, если они ...рассматриваются как особый вид, даже принадлежащий к другому роду»), в то же время приходят к заключению, что эти растения связаны с *B. schleicheri* переходными формами? Основную роль, как явствует из текста (р. 67, 68), играют наблюдения в высокогорных Альпах, в частности в окрестностях истоков р. Роны. Здесь произрастают оба вида. При этом «var. γ [т. е. в данном случае в основном *B. latifolium*. — *Р. Ш.*] предпочитает только очень мокрые, топкие места..., тогда как на лишь влажных местах или у ручейков, текущих в удалении от их истоков, встречается форма *B. schleicheri*». Ясно, что в промежуточных условиях могут расти и растут оба вида. Но если признаки растений *B. latifolium* сравнительно мало варьируют, то *B. schleicheri* встречается в различных модификациях — от хорошо развитых, крупных растений с длинными, постепенно заостренными листьями до низких, густо облиственных, с укороченными, сильно вогнутыми листьями. По всей вероятности, растения последнего типа и были расценены как переходные формы, хотя они сохраняют все остальные свойственные виду признаки. К этому надо добавить сходство нижних листьев *B. latifolium* и некоторых модификаций *B. schleicheri*: у первого они более мелкие, укороченные и поэтому относительно более широкие, а у густо облиственных растений последнего (такие растения есть в смешанных дерновинках в образцах в LE) листья также укороченные и особенно широкие.

Синонимика *Bryum latifolium*.

Bryum latifolium (Schleich. ex Schwaegr.) Brid. 1819, Mant. musc.: 120. — *Mnium latifolium* Schleich. ex Schwaegr. 1816, Suppl. 1, 2 : 138. — *Bryum turbinatum* (Hedw.) Schwaegr. var. γ *latifolium* Br. et Schimp. 1839, Bryol. Europ. 4, fasc. 6/9, Monogr. *Bryum*: 65, pro p., excl. syn. *B. schleicheri* et icon. (tab. 32, γ). — *B. schleicheri* Schwaegr. var. γ *latifolium* (Schwaegr.) Schimp. 1876, Synops. musc. Eur. ed. 2, 2 : 463, pro p. (cfr. syn. praec. nec non affirmacio iconem *Bryi schleicheri* in Schwaegrichen, 1816, «forman transitoriam ad var. γ» exhibere, quae non recta est). — *B. schleicheri* Schwaegr. subsp. *latifolium* (Schwaegr.) Kindb. 1897, Eur. N. Amer. Bryin. 2 : 353. — *B. turbinatum* (Hedw.) Schwaegr. subsp. *schleicheri* (Schwaegr.) Kindb. var. *latifolium* (Schwaegr.) Podp. 1954, Consp. musc. Eur.: 370 (cum auct. Schimp.); id. 1973, *Bryum* gen. monogr. prodr.: 250, pro p. (quoad enumer. locor., non icon.).

Lectotypus (Шляков, h. l.): «*Mnium latifolium*, Schleicher misit» (LE).

Распространение. Атл., Ср. (на востоке Литва — по р. Неман, Украинские Карпаты), Сев. (Исландия, Приполярное Приуралье[4]) и Южн. (Балканы) Европа; Кавказ; Сев. (запад Южн. Сибири, Дальний Восток — Камчатка, о-в Онекотан, юг?[5]), Ср., Юго-Зап. (горы) и Центр. (горы) Азия; Сев. Африка (горы); Гренландия.

---

[4] Собран также в Мурманской обл. (Хибинские горы, территория Полярно-альпийского ботанического сада), но более вероятно, что занесен, так как позже нигде не найден (место сбора нарушено).

[5] Дается по работе М. С. Игнатова и О. М. Афониной (1992). Подтверждающих материалов найти не удалось. Не относится ли указание к *B. schleicheri*?

В заключение автор приносит искреннюю благодарность А. В. Домбровской за выполненные ею рисунки к статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Игнатов М. С., Афонина О. М. Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 1—82.

Лазаренко А. С. Определитель лиственных мхов Украины. 2-е изд. Киев, 1955. 467 с.

Мельничук В. М. Определитель лиственных мхов средней полосы и юга европейской части СССР. Киев, 1970. 442 с.

Мельничук В. М. Порядок Бріальні — *Bryales* Fleisch. // Г. Ф. Бачурина, В. М. Мельничук. Флора мохів Української РСР. Київ, 1989. Вып. 3. С. 4—126.

Савич-Любицкая Л. И. Сем. *Bryaceae* — Бриевые // Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. Определитель листостебельных мхов СССР. Верхоплодные мхи. Л., 1970. С. 554—696.

Шляков Р. Н. Флора листостебельных мхов Хибинских гор. Мурманск, 1961а. 249 с.

Шляков Р. Н. Что такое *Bryum schleicheri* Schwaegr. emend Schimp? Бот. матер. Отд. спор. раст. 1961б. Т. 14. С. 286—292.

Bruch Ph., Schimper W. Ph. Bryum // Ph. Bruch, W. Ph. Schimper, Th. Gümbel. Bryologia europaea. Stuttgartiae, 1839. Vol. 4. Fasc. 6/9. P. 1—80.

Corley M. F. V., Crundwell A. C., Düll R., Hill M. O., Smith A. J. E. Mosses of Europe and Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature // J. Bryol. 1981. Vol. 11. Pt 4. P. 609—689.

De Candolle A. P. Flore françes. T. 5 ou vol. 6. 3 ed. Paris, 1815. 662 p.

Duell R. Distribution of the Europaean and Macaronesian mosses (*Bryophytina*) // Bryol. Beitr. 1992. Bd 8/9. S. 1—223.

Podpěra J. Bryum generis monographiae prodromus — 1. Pars 16. Systematica. Prague, 1973. 257 p.

Schimper W. Ph. Synopsis muscorum europaeorum. Vol. 2. 2 ed. Stuttgartiae, 1876. 886 p.

Schwaegrichen F. I. I. Hedwig. Species muscorum frondosorum. Suppl. 1. Sect. 2. Lipsiae, 1816. 196 p. 50 tab.

Российское ботаническое общество
Санкт-Петербург

Получено 14 VI 1994

SUMMARY

It is shown that the taxon widely known as *Bryum schleicheri* var. *latifolium* in reality is a proper species *B. latifolium* (Schwaegr.) Brid. differing from *B. schleicheri* by a number of important gametophytic and sporophytic characters, in particular by a peculiar mode of attachment of leaves. *B. schleicheri* and *B. latifolium* are not conspecific and even not closely related; they have different modes of their leaf attachment. *B. schleicheri* var. *latifolium* in its original sense (in *Bryologia europaea*) is not quite idential with *B. latifolium*, since it includes in addition to the latter the most broad-leaved modifications of *B. schleicheri*. This accounts for the erroneous view of the authers on the existence of transitional form between both taxa. Synonyms, lectotype, and distribution of the species are given.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(470.25)

И. Г. Соколова

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

I. G. SOKOLOVA. FLORISTIC FINDINGS IN THE PSKOV REGION

СООБЩАЕТСЯ О 4 НОВЫХ ВИДАХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ПСКОВСКОЙ ОБЛ.

При флористическом обследовании окр. г. Пскова были найдены 4 вида растений, ранее не известные для флоры области (Конспект..., 1970; Определитель..., 1981).

Duchesnea indica (Andr.) Focke. В городском парке, 5 VII 1992. Цв., пл.

Helianthus tuberosus L. Окр. г. Пскова, ст. Черняковицы, на мусорной свалке в сосновом лесу в 1 км от станции.

Solidago canadensis L. Заросли у дороги на кладбище в пригороде г. Пскова, в д. Орлецы, 19 IX 1994.

Ambrosia artemisiifolia L. На ж.-д. насыпи ст. Черняковицы, 15 IX 1994. Цв.

Гербарий хранится на кафедре ботаники Псковского педагогического института.

Автор приносит благодарность Д. Н. Судницыной и Н. К. Вецель за уточнение определений некоторых видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Конспект флоры Псковской области. Л., 1970. 168 с.

Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Л., 1981. 376 с.

Псковский государственный педагогический институт

Получено 11 I 1995

УДК 581.9(571.6+571.55)

В. М. Старченко

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В БАССЕЙНЕ РЕКИ АМУР

V. M. STARCHENKO. FLORISTIC FINDINGS IN THE AMUR BASIN

Приведены данные о 38 таксонах сосудистых растений, редких для бассейна р. Амур; 4 вида впервые отмечены для Западного Амура, 10 — для Южного; 2 вида камнеломки, новых для флоры Дальнего Востока, найдены на хр. Токинский Становик.

Приведенные находки растений были сделаны во время полевых сезонов 1989—1992 гг., когда автор работал в составе Зейской (Зейское водохранили-

ще—г. Свободный), Амурской (нижние течения рек Шилки и Аргуни—д. Покровка—пос. Амурзет) и Бурейской (пгт Талакан—с. Асташиха) экспедиций Амурского комплексного научно-исследовательского института (АмурКНИИ). При подготовке статьи использованы материалы гербариев Главного ботанического сада (ГБС), Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС), Биолого-почвенного института (БПИ, г. Владивосток). Автор благодарит Н. С. Пробатову, А. Е. Кожевникова, Л. И. Малышева, Н. С. Фризена за ценные консультации по отдельным группам растений.

Названия растений даны по сводке С. К. Черепанова (1981), расположены виды в целом по системе Энглера, названия флористических районов приведены по работе В. Н. Ворошилова (1985), частично — по «Сосудистым растениям советского Дальнего Востока» (1985). При цитировании этикеток фамилии коллекторов даются только для неавторских сборов. Звездочкой отмечены виды, занесенные в сводку «Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана» (Харкевич, Качура, 1981). Гербарные образцы найденных растений хранятся в Ботаническом саду АмурНЦ ДВО РАН, частично — в Гербарии БПИ.

***Selaginella tamariscina* (Beauv.) Spring. Амурская обл., утесы выше г. Благовещенска у с. Игнатьево; Бурейский р-н, утес вблизи бывш. пос. Пайкан на правом берегу р. Буреи; Хабаровский край, Еврейская автономная область (ЕАО), Белый утес (скалы на левом берегу р. Амур ниже с. Помпеевка); Медвежий утес (скалы между селами Союзное и Екатерино-Никольское).

Редкое растение в пределах ареала на российском Дальнем Востоке (РДВ). Популяции, обитающие выше Благовещенска и Пайкана, на северо-западной и северной границах ареала, находятся в угнетенном состоянии в отличие от популяций, обитающих на Белом и Медвежьем утесах. В Гербарии БПИ ((VLA) имеются сборы из Приморского и Хабаровского краев.

**Ephedra monosperma* C. A. Mey. Амурская обл., Сковородинский р-н, Вяткинские утесы в ~30 км выше с. Игнашино по р. Амур, Г. Дарман, В. Старченко; Магдагачинский р-н, береговые скалы в 404 км вверх по р. Амур от Благовещенска.

Вид впервые собран на Западном Амуре (Даурский, Нижнезейский флористические районы), произрастает в Приморье (Сосудистые растения..., 1989), Сибири, Монголии и Китае (Флора Сибири, 1988). Ближайшее известное местонахождение эфедры — каменистые выступы на склонах в устье р. Газимур — притока р. Аргуни (сборы автора). Найденные популяции занимают скалистые береговые выступы по р. Амур; они невелики по численности, вполне однородны и удалены друг от друга на расстояние до 450 км.

**Calamagrostis macrolepis* Litv. Амурская обл., Магдагачинский р-н, окр. с. Мунгалово, береговые валы в долине р. Амур.

Декоративный злак, отмеченный как заносный для Приморья (Сосудистые растения..., 1985). Найденная сравнительно многочисленная популяция встречена вблизи сельскохозяйственных угодий, поэтому возможен ее заносный характер, но, так как вид произрастает в Читинской обл. (Флора Сибири, 1990а), вполне вероятно аборигенное происхождение популяции на восточном пределе распространения.

Elymus excelsus Turcz. ex Griseb. ЕАО, долина р. Старикова — притока р. Амур (выше с. Помпеевка).

Н. С. Пробатова (Сосудистые растения..., 1985) приводит этот вид для Бурейского флористического района со знаком вопроса. Наша находка подтверждает его произрастание в данном флористическом районе.

Hemarthria sibirica (Gaud.) Ohwi. На Южном Амуре (Нижнезейский флористический район) вид достаточно обычен на сыроватых лугах, галечниках, в разреженных пойменных кустарниках, неоднократно собирался автором в пойме р. Амур (Муравьевский заказник, Хинганский заповедник) и в пойме Нижней Буреи.

Пробатова (Сосудистые растения..., 1985) указывает на редкость этого растения, видимо, только из-за недостатка фактических данных.

Neomolinia mandshurica (Maxim.) Honda. Амурская обл., Бурейский р-н, лесные поляны и опушки на правом берегу р. Буреи в окрестностях бывш. пос. Пайкан, сел Малиновка и Асташиха.

Вид указывается для Бурейского (ниже пос. Амурзет) и Уссурийского флористических районов (Сосудистые растения..., 1985), наши сборы — из Нижнезейского флористического района. Видимо, по р. Бурее проходит северо-западная граница ареала.

Phleum phleoides (L.) Karst. Читинская обл., долина р. Тымагер — притока р. Аргуни в 2—3 км выше устья р. Тымагер.

Приводится как заносный вид для отдельных пунктов РДВ (Сосудистые растения..., 1985) и аборигенный — для отдельных районов Сибири (Флора Сибири, 1990а). Впервые отмечен для Читинской обл. (Даурия), сборы в ЦСБС (NS) из этого района отсутствуют.

Stipa sibirica (L.) Lam. (*Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvel.). Амурская обл., Шимановский р-н, Кумарский утес, выше устья р. Буреи — притока р. Амур; ЕАО, Медвежий утес на левом берегу р. Амур, между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

Редкое растение на юге РДВ, собранное всего в нескольких пунктах Западного и Южного Амура (Сосудистые растения..., 1985; Кожевников, 1993).

Carex relaxa V. Krecz. Читинская обл., окр. д. Покровки, сырой луг; ЕАО, о-в Виноградный на р. Амур, ниже с. Союзное, сырой луг.

Редкая осока Сибири (Флора Сибири, 1990б) и Западного Амура (Ворошилов, 1985). По данным А. Е. Кожевникова, отмечена для Нижнезейского флористического района выше Благовещенска (Сосудистые растения..., 1988 : 290, рис. 83). Находка вида на о-ве Виноградном уточняет северо-восточную границу ареала.

Allium altaicum Pall. Читинская обл., береговые скалы в истоках р. Амур (Мангазейский и Выркинский утесы), редко; Амурская обл., Сковородинский р-н, Вяткинские утесы в ~30 км выше с. Игнашино по р. Амур, редко.

Очень ценный для селекции вид, занесенный в «Красную книгу РСФСР» (1988), находящийся на северо-восточном пределе своего распространения. Следует отметить, что ранее найденная популяция алтайского лука на Вяткинских утесах (Бойко, Старченко, 1982) значительно сократилась, в настоящее время она сохранилась только на практически недоступных скалистых площадках.

A. ramosum L. (*A. odorum* L.). Амурская обл., Зейский р-н, окр. бывш. с. Нововысокое; Магдагачинский р-н, окр. с. Мунгалово на берегу р. Амур; о-в Кирпичный на р. Амур в 364 км выше Благовещенска.

Отмечено как редкое декоративное и пищевое растение в Нижнезейском флористическом районе (Сосудистые растения..., 1987). Наши сборы указывают на более широкое распространение вида на Западном Амуре.

Rheum compactum L. Читинская обл., каменистые склоны вблизи устья р. Га-

зимур — притока р. Аргуни; Амурская обл., Магдагачинский р-н, в 404 км вверх по р. Амур от Благовещенска, береговые скалы.

Довольно обычное высокогорное растение Сибири и РДВ, ранее не указывалось для долины р. Амур (Сосудистые растения..., 1989).

Gypsophila pacifica Kom. Амурская обл., Зейский р-н, склоны в окр. с. Чагояна; Бурейский р-н, береговые склоны по р. Бурее в окрестностях бывш. пос. Пайкан, с. Асташиха; ЕАО, береговые склоны по р. Амур в окр. пос. Радде; Белый утес на левом берегу р. Амур ниже с. Помпеевка; Медвежий утес на левом берегу р. Амур между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

Декоративное растение с недостаточно выясненным ареалом, приуроченное к известнякам. Ворошилов (1985) указывает вид для Приморья и Западного Амура, нами приводится для Южного Амура. Гипсофила тихоокеанская довольно часто встречается на береговых скалах по р. Амур от пос. Пашково до пос. Амурзет, что подтверждается гербарными сборами (VLA).

Aconitum barbatum Pers. ЕАО, Медвежий утес на левом берегу р. Амур между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

Указывается Ворошиловым (1985) для Западного Амура, нами приводится для Южного Амура, что уточняет северо-восточную границу вида. Сборы из этого района в Гербарии БПИ отсутствуют.

Aquilegia oxysepala Trautv. et Mey. Белоцветковая форма. Читинская обл., долина р. Тымагер — притока р. Аргуни в 2—3 км выше устья р. Тымагер.

Находка вида на р. Тымагер уточняет северо-западную границу ареала этого характерного представителя маньчжурской флоры, так как ближайшее известное местонахождение — окр. с. Игнашино (Бойко, Старченко, 1984). Интересно отметить, что выше по р. Аргуни на каменистых склонах по р. Газимур вблизи устья собран другой редкий вид водосбора — *A. leptoceras* Fisch. et Mey.

A. viridiflora Pall. Амурская обл., Сковородинский р-н, урочище Верхнечерпельский кривун, береговые склоны по р. Амур в ~25—30 км выше пос. Джалинда; Свободненский р-н, урочище Корсаковский кривун, сыроватые затененные береговые скалы по левому берегу р. Амур в ~15—20 км выше с. Буссе; ЕАО, сыроватые скалы по левому берегу р. Амур вблизи устья р. Хинган (ниже пос. Радде); Медвежий утес на левом берегу р. Амур.

Редкий вид водосбора для РДВ (Бойко, Старченко, 1981), впервые найденный на Южном Амуре в типичных местообитаниях. Наши сборы уточняют северную границу вида, спорадически появляющегося на северном пределе своего распространения — от Нерчинского Завода на р. Аргуни Читинской обл. до с. Екатерино-Никольское ЕАО на р. Амур.

Clematis brevicaudata DC. Амурская обл., Бурейский р-н, на левом берегу р. Буреи в 35 км от устья, долинный лес.

Декоративный вид с невыясненным на РДВ ареалом. В Гербарии БПИ (VLA) сборы с территории Западного и Южного Амура отсутствуют.

Thalictrum squarrosum Steph. Амурская обл., Шимановский р-н, в 364 км выше Благовещенска по р. Амур, о-в Кирпичный, луг; Свободненский р-н, в 250 км по р. Амур выше Благовещенска, устье р. Белой, каменистые склоны.

Очень редкий вид, известный только из нескольких пунктов Западного Амура (Старченко, Бойко, 1982). Наши сборы уточняют северо-восточную границу его ареала.

Papaver rubroaurantiacum (Fisch. ex DC.) Lundstr. Амурская обл., Сковородинский р-н, урочище Верхнечерпельский кривун, береговые скалы на р. Амур

ниже устья р. Ольдой — притока р. Амур, бывш. д. Перемыкино, скалы на левом берегу р. Амур в ~600 км выше Благовещенска.

Вид сравнительно недавно обнаружен во флоре РДВ (Бойко, Старченко, 1982). Новые находки уточняют северо-восточные пределы ареала.

Smelowskia alba (Pall.) Regel. Амурская обл., Шимановский р-н, Кумарский утес на левом берегу р. Амур выше устья р. Буреи — притока р. Амур, юго-восточный склон.

Единственное местонахождение вида на юге РДВ, изолированное от основного ареала (Сосудистые растения..., 1988). В настоящее время в популяции насчитывается 100—150 экз., которые не подвергаются сильному антропогенному воздействию, так как Кумарский утес значительно удален от населенных пунктов и имеет статус геологического памятника природы Амурской обл.

Ribes diacantha Pall. Читинская обл., окр. д. Покровки, каменистые склоны; Амурская обл., Сковородинский р-н, Вяткинские утесы в ~30 км выше с. Игнашино по р. Амур, у подножия; о-в Игнатьевский на р. Амур выше Благовещенска, М. Ахтямов.

Редкий декоративный вид смородины, известный на РДВ в основном по дореволюционным сборам (Сосудистые растения..., 1988; Кожевников, 1993). Довольно часто используется в озеленении Благовещенска.

**Pyrus ussuriensis* Maxim. Амурская обл., Тамбовский р-н, Муравьевский заказник, фрагменты пойменных лесов в долине р. Амур и его притоков; ЕАО, каменистые склоны в окр. пос. Радде.

Ценный для селекции фруктовых деревьев и озеленения вид, сохранившийся кое-где по р. Амур в составе долинных лесов. В естественных местообитаниях встречается редко, обычен в культуре.

Caragana manshurica (Kom.) Kom. Амурская обл., Бурейский р-н, каменистые склоны по берегам р. Буреи в окр. пгт Талакан; ЕАО, Медвежий утес на левом берегу р. Амур между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

Редкий декоративный вид, представленный малочисленными сборами (Сосудистые растения..., 1989), преимущественно с Малого Хингана (VLA). Находки на р. Бурее уточняют северо-западную границу вида.

Saposhnikovia divaricata (Turcz.) Schischk. ЕАО, Белый утес на левом берегу р. Амур ниже с. Помпеевка; Медвежий утес на левом берегу р. Амур между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

По-видимому, из-за недостатка фактических данных ранее не указывался для Южного Амура (Ворошилов, 1985; Сосудистые растения..., 1987). Нами был собран неоднократно в типичных местообитаниях вместе с другими видами-степоидами, такими как *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., *Ulmus macrocarpa* Hance, *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd.

Lithospermum erythrorhizon Siebold et Zucc. Амурская обл., Серышевский р-н, склоны на правом берегу р. Томь напротив г. Белогорска.

Очень редкий на Западном Амуре лесостепной вид, приуроченный к известнякам, широко используемый в китайской и японской медицине (Сосудистые растения..., 1991).

Physochlaina physaloides (L.) G. Don fil. Амурская обл., Вяткинские утесы в ~30 км выше с. Игнашино по р. Амур, у подножия каменистых выступов на берегу р. Амур.

Впервые достоверно собран на РДВ, все остальные современные сборы — с

территорий Читинской обл. и Бурятии (NS). Пустынно-степной многолетник с коротким вегетационным периодом, зацветает во второй половине мая, в июне плодоносит, в июле заканчивает вегетацию. Данные, приведенные М. С. Игнатовым ориентировочно (Сосудистые растения..., 1991 : 286), следует исправить, исходя из климатических условий Амурской обл. Предпринятая попытка интродукции вида на участке АмурКНИИ не удалась, вид выпал на третий год.

Leonurus deminutus V. Krecz. Амурская обл., Шимановский р-н, Кумарский утес на левом берегу р. Амур выше устья р. Буреи, на конусе выноса, в распадке.

Вид сравнительно недавно отмечен для флоры РДВ (Кожевников, 1933), в Гербарии БПИ имеются сборы из окрестностей городов Тында, Зея, Сковородино. Достаточно широко распространен в Сибири (Флора Центральной Сибири, 1979), наша находка уточняет восточные пределы ареала.

Schizopepon bryoniifolius Maxim. Амурская обл., Шимановский р-н, Кумарский утес на левом берегу р. Амур выше устья р. Буреи, пойменный лес в распадке.

Ближайшее местонахождение вида отмечено в ЕАО (Сосудистые растения..., 1987), наши сборы уточняют северо-западную границу ареала.

**Astrocodon expansus* (J. Rudolph) Fed. Амурская обл., Зейский р-н, окр. с. Береговое, слабокаменистый склон с редким лиственничником. Рассеянная популяция (10—15 экз.).

Впервые приводится для Западного Амура. Собранные растения отличаются от гербарных экземпляров (VLA) бо́льшими размерами и бо́льшим количеством цветков в соцветии. Данное местонахождение этого эндемика Охотского побережья является самым западным, ближайшее известное местонахождение — хр. Геран (Харкевич, Качура, 1981).

Dendranthema mongolicum (Ling.) Tzvel. Амурская обл., Бурейский р-н, долина р. Буреи на участке пгт Талакан—бывш. пос. Пайкан.

Преимущественно высокогорный вид (Сосудистые растения..., 1992), видимо, спустившийся вниз по водотокам высокогорий в долину р. Буреи и дошедший до Пайкана. Ранее для Южного Амура не приводился.

D. zawadskii (Herbich) Tzvel. ЕАО, Медвежий утес на левом берегу р. Амур между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

Впервые указывается для Южного Амура, хотя в Гербарии БПИ (VLA) имеются сборы с территории ЕАО.

Hieracium virosum Pall. ЕАО, Белый утес; Медвежий утес на левом берегу р. Амур между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

Ранее для Южного Амура не приводился, видимо, из-за недостатка фактических данных. Сборы из этого района в Гербарии БПИ ((VLA) отсутствуют.

H. hololeion Maxim. (*Hololeion maximowiczii* Kitam.). Амурская обл., Тамбовский р-н, Муравьевский заказник, сырые луга.

В. Н. Ворошилов (1985) указывает вид для Приморья, Западного и Южного Амура, а В. Ю. Баркалов — только для Приморья (Сосудистые растения..., 1992). Наши данные подтверждают мнение Ворошилова о наличии вида на Южном Амуре (Нижнезейский флористический район).

Rhaponticum uniflorum (L.) DC. ЕАО, Белый утес на левом берегу р. Амур ниже с. Помпеевка; Медвежий утес на левом берегу р. Амур между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

Баркалов в отличие от Ворошилова (1985) не приводит вид для Южного

Амура (Сосудистые растения..., 1992), видимо, из-за недостатка фактических данных. По нашим наблюдениям, растение изредка встречается в составе остепненных ценозов на каменистых склонах в долине среднего течения р. Амур от пос. Пашково до с. Екатерино-Никольское.

Lactuca squarrosa (Thunb.) Maxim. (*Pterocypsela indica* (L.) Shin). Амурская обл., Зейский р-н, правый берег р. Зеи ниже с. Березовка.

Данная находка уточняет северную границу распространения вида, не отмеченного Баркаловым для Верхнезейского флористического района (Сосудистые растения..., 1992).

Paraixeris serotina (Maxim.) Tzvel. Амурская обл., Свободненский р-н, каменистые склоны в долине р. Амур ниже бывш. д. Симоновы Лужки; Благовещенский р-н, Гуранский утес, в 93 км вверх по р. Амур от Благовещенска.

Очень редкое растение с основным ареалом в Северо-Восточном Китае и Корее, заходящее на РДВ на участке урочище Корсаковский кривун—с. Новопетровка Благовещенского р-на—Благовещенск.

Scorzonera austriaca Willd. Амурская обл., Магдагачинский р-н, в 404 км вверх по р. Амур от Благовещенска, береговые скалы; окр. с. Черняево, каменистые склоны на левом берегу р. Амур.

Относительно недавно введенный во флору РДВ вид, спорадически встречающийся в долине р. Амур (Бойко, Старченко, 1981; Кожевников, 1993). Наши сборы уточняют восточную границу вида.

Youngia tenuifolia (Willd.) Babc. et Stebb. ЕАО, Белый утес на левом берегу р. Амур ниже с. Помпеевка; Медвежий утес на левом берегу между селами Союзное и Екатерино-Никольское.

Впервые приводится для Южного Амура, ранее указывался для Западного Амура, Охотии (Ворошилов, 1985) и Приморья (Сосудистые растения..., 1992). Достаточно обычное растение крутых каменистых береговых склонов р. Амур на участке пос. Пашково—с. Екатерино-Никольское, но его сборы из ЕАО в Гербарии БПИ отсутствуют (VLA).

Основная часть находок приходится на различные степные и полустепные виды с азиатским ареалом, которые не указывались ранее для Южного Амура, видимо, только из-за отсутствия достоверного фактического материала. Приведенные данные подтверждают исключительную роль р. Амур в миграции растений. Особый интерес для общей характеристики путей миграции растений представляют находки *Aquilegia oxysepala, Ephedra monosperma, Physochlaina physaloides* на Западном Амуре, *Aquilegia viridiflora, Youngia tenuifolia* — на Южном Амуре и охотского эндемика *Astrocodon expansus.*

Анализ видового состава флоры бассейна р. Амур позволяет сделать вывод о том, что многие «даурские» виды имеют основной ареал в Северной Монголии и Северо-Восточном Китае (Маньчжурия) и проникают на РДВ по горным системам вдоль р. Амур и его притоков в зависимости от конкретных сложившихся условий преимущественно на трех участках: в долине верхнего течения р. Амур (д. Покровка—пос. Джалинда, хр. Большой Хинган), в долине среднего течения р. Амур (пос. Пашково—с. Екатерино-Никольское, хр. Малый Хинган), в долине р. Раздольной в Приморье (д. Покровка—пос. Пограничный, хр. Тайпинлин).

Во время полевых работ 1993 г. на хр. Токинский Становик найдены 2 вида *Saxifraga*, новых для флоры РДВ.[1]

[1] Данные приведены дополнительно, место сбора относится к бассейну р. Маи — притоку р. Уды.

Saxifraga brachypetala Malysch. Амурская обл., Зейский р-н, хр. Токинский Становик, верховья р. Аюмкан, на рыхлых отложениях вдоль временных водотоков, на высоте 1600—1800 м над ур. м., редко.

S. melaleuca Fisch. ex Spreng. Амурская обл., Зейский р-н, хр. Токинский Становик, верховье р. Аюмкан, вдоль постоянных водотоков, относительно часто, местами обильно, на высоте 1500—2000 м над ур. м.

Оба вида достаточно часто встречаются на Становом нагорье (Высокогорная флора..., 1972), откуда, по-видимому, проникли на хр. Токинский Становик. Вид *S. brachypetala* был найден на Баджале (по устному сообщению С. Д. Шлотгауэр).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бойко Э. В., Старченко В. М. Флористические находки в бассейне Амура // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1981. Т. 10. Вып. 2. С. 3—7.

Бойко Э. В., Старченко В. М. Флористические находки в бассейне реки Амур // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1301—1304.

Бойко Э. В., Старченко В. М. Флора окрестностей пос. Игнашино (Верхний Амур). Деп. в ВИНИТИ АН СССР. М., 1984. № 5998. 29 с.

Ворошилов В. Н. Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. Л., 1985. С. 139—200.

Высокогорная флора Станового нагорья. Состав, особенности и генезис / Отв. ред. Л. И. Малышев. Новосибирск, 1972. 270 с.

Кожевников А. Е. Флористические особенности западной части Амурской области // Комаровские чтения. Вып. 38. Владивосток, 1993. С. 37—94.

Красная книга РСФСР. Растения. М., 1988. 590 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1—6 / Отв. ред. С. С. Харкевич. Л., 1985. Т. 1. 399 с.; 1987. Т. 2. 446 с.; 1988. Т. 3. 421 с.; 1989. Т. 4. 380 с.; 1991. Т. 5. 390 с.; 1992. Т. 6. 428 с.

Старченко В. М., Бойко Э. В. Флористические находки на западе Амурской области // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 3. С. 369—372.

Флора Сибири. Новосибирск, 1988. Т. 1. 247 с.; 1990а. Т. 2. 361 с.; 1990б. Т. 3. 279 с.

Флора Центральной Сибири. Т. 1—2 / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Новосибирск, 1979. 1048 с.

Харкевич С. С., Качура Н. Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М., 1981. 284 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Ботанический сад АмурНЦ ДВО РАН
Благовещенск

Получено 19 VII 1994

УДК 581.9(470.34)

О. Г. Баранова, Е. М. Тарасова

О НОВЫХ И РЕДКИХ РАСТЕНИЯХ ВО ФЛОРЕ ВЯТСКО-КАМСКОГО РЕГИОНА

O. G. BARANOVA, E. M. TARASOVA. ON THE NEW AND RARE PLANTS IN THE FLORA OF VIATKA-KAMA REGION

Сообщается о 7 новых растениях для флоры Удмуртии и 4 — для флоры Кировской обл.; для 18 редких видов указаны новые местонахождения.

В результате флористических обследований в 1990—1994 гг. О. Г. Барановой территории Удмуртии, Е. М. Тарасовой — окрестностей г. Кирова и области, а

также совместно проведенного авторами изучения флоры Малмыжского, Уржумского, Вятско-Полянского районов Кировской обл. был найден ряд новых и редких для этих территорий видов растений. Далее дан перечень этих видов с указанием местонахождений. Образцы хранятся в гербариях кафедры ботаники Удмуртского университета и Кировского объединенного историко-архитектурного и литературного музея. Латинские названия растений приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

Новые виды

Asperugo procumbens L. Впервые для Кировской обл. был собран нами вместе с Н. Г. Ильминских в г. Кирове на обочине шоссе вблизи ж.-д. переезда и на ж.-д. полотне, 17 VI 1990; найден на краю поля у д. Акбатырево Малмыжского р-на, VI 1994.

Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link. Большое количество особей отмечено близ д. Нижн. Бурец Вятско-Полянского р-на на склоне правого берега р. Вятки, 2 VII 1994; на низинном лугу по берегу р. Мал. Китяг у д. Акбатырево Малмыжского р-на, 3 VII 1994.

Carex capillaris L. Найден в окр. д. Сапожнята Слободского р-на на заболоченной лесной опушке вместе с *Listera ovata, Dactylorhiza incarnata* и др., 23 VI 1994.

C. panicea L. Небольшая популяция обнаружена на низинном болоте в пойме р. Шолья в 1.5 км севернее пос. Шолья Камбарского р-на вместе с другим редким в Удмуртии видом *Carex disticha* 27 VI 1994. Во «Флоре европейской части СССР» для Волжско-Камского региона приводится только для г. Казань (Егорова, 1976).

C. sylvatica Huds. На опушке смешанного леса близ д. Подшивалово Завьяловского р-на, 30 V 1990, О. Г. Баранова, А. И. Пузырев (впервые для флоры Удмуртии). В 1994 г. в этом же районе республики обнаружен близ сел Жеребенки и Можвай.

Cystopteris montana (Lam.) Desv. Обнаружен в Балезинском р-не Удмуртии: в заболоченном лесу близ д. Карсовай, 1 VII 1986; на лесном низинном болоте у с. Юлдырь (в 10 км восточнее с. Люк), VI 1993; по берегу ручья в елово-липовом лесу у с. Коршуново (в 6 км восточнее с. Люк), VI 1993.

Hammarbya paludosa (L.) O. Kuntze. На верховом болоте в 3 км восточнее пос. Кокман Красногорского р-на Удмуртии, 17 VIII 1993.

Orobanche alsatica Kirschl. subsp. *libanotidis* (Rupr.) Tzvel. Один экземпляр этого растения найден в сосновом лесу в 3—4 км восточнее г. Камбарка в Удмуртии, 20 VII 1992. Паразитировал на *Seseli libanotis.*

Polygala wolfgangiana Besser ex Szafe, Kulz. et Pawl. Собран на нарушенном склоне коренного правого берега р. Вятки в г. Котельниче Кировской обл., 5 VI 1991.

Veronica prostrata L. На пойменной гриве р. Буй близ ее устья в 5—6 км южнее г. Камбарка, 2 VII 1992; на сухом склоне близ с. Каракулино, VII 1993, А. Н. Пузырев.

Tragopogon sibiricus Ganesch. В Удмуртии этот вид ранее отмечался как заносный на рудеральных местообитаниях (Баранова и др., 1992). Нами обнаружен близ с. Коршуново Балезинского р-на на лесной опушке, 18 VI 1993. Вероятно, это самое западное естественное местонахождение вида на востоке Европы.

Местонахождения редких видов

Artemisia austriaca Jacq. Собран близ с. Нижн. Бурец Вятско-Полянского р-на, 2 VII 1994. Ранее был обнаружен А. Д. Фокиным в 1967 г. в г. Вятские

Поляны (Определитель..., 1975). В 1990—1992 гг. вид неоднократно встречался на ж.-д. насыпях в г. Кирове.

Astragalus falcatus Lam. На травянистом склоне коренного берега р. Мал. Китяг в окр. д. Акбатырево Малмыжского р-на, 3 VII 1994. Ранее (Крылов, 1885) был указан для г. Малмыжа.

Baeothryon alpinum (L.) Egor. Найден в окр. пос. Зенгино Оригиевского р-на, VI 1986. Ранее был известен из Слободского р-на (Определитель..., 1975).

Carex hirta L. На юге области эта осока оказалась довольно обычным видом, образующим большие заросли по берегам водоемов. Отмечен в окр. с. Нижн. Бурец Вятско-Полянского р-на, д. Акбатырево Малмыжского р-на, д. Воробьи Уржумского р-на, VI 1994. В последние годы интенсивно расселяется вдоль ж.-д. путей; в г. Кирове и его окрестностях выявлен нами совместно с Н. Г. Ильминских. В «Определителе растений Кировской области» (1975) приведено единственное местонахождение этого вида в Подосиновском р-не.

C. pauciflora Lightf. Обнаружен в Удмуртии повторно (после указания Т. П. Ефимовой (1972)) в 4 км восточнее пос. Кокман Красногорского р-на на сфагновом болоте, 17 VIII 1993.

Centaurea pseudomaculosa Dobrocz. Найден близ д. Воробьи Уржумского р-на на травянистом склоне юго-восточной экспозиции коренного берега р. Вятки, 4 VII 1994. Для Кировской обл. указывался П. Н. Крыловым (1885) близ современной границы с Татарстаном.

Cephalanthera rubra (L.) Rich. Найден у д. Акбатырево Малмыжского р-на на коренном берегу р. Мал. Китяг, 3 VII 1994.

Elatine hydropiper L. В изобилии найден в г. Кирове, в небольших водоемах около Макарьевского кладбища, 26 VIII 1993.

Epilobium tetragonum L. Собран в окр. г. Кирова (пос. Дороничи) на заболоченном крае ржаного поля, 12 VII 1991. Правильность определения была подтверждена Н. Н. Цвелевым, за что авторы искренне ему признательны. Впервые для территории Кировской обл. был указан Крыловым (1885) для г. Вятка.

Geranium robertianum L. Найден в черте г. Кирова на облесенном склоне Филейского оврага, V 1988. Растение ранее находилось только в южных районах Кировской обл. (Определитель..., 1975).

Hackelia deflexa (Wahlenb.) Opiz. Обнаружен нами вместе с З. Г. Улле у деревень Береснята и Камень в Советском р-не, VII 1993. В 1994 г. неоднократно собирался нами в южных районах Кировской обл. по коренному берегу р. Вятки (4 VII — в еловом лесу у с. Рожки Малмыжского р-на и д. Воробьи Уржумского р-на; 6 VII — на известняковом обнажении у д. Мальково Уржумского р-на). В Удмуртии известно 7 местонахождений по склонам коренных берегов р. Камы (Баранова и др., 1992). Найден на склоне с елово-сосновым лесом у д. Пуро-Можга Завьяловского р-на довольно далеко от р. Камы, VIII 1994. Впервые растение было найдено в г. Кирове в 1990 г. Н. Г. Ильминских.

Hypericum elegans Steph. Собран на склоне коренного берега р. Мал. Китяг у д. Акбатырево Малмыжского р-на, 3 VII 1994; на опушке соснового леса у пос. Медведок Нольинского р-на, 6 VII 1994. В Кировской обл. отмечался для д. Бол. Китяг Крыловым (1885).

Laser trilobium (L.) Borkh. Встречен в дубовом лесу у д. Мал. Китяг Малмыжского р-на, 3 VII 1994. В XIX в. дважды был найден П. Н. Крыловым (1885) и в 20-х годах XX в. — А. Д. Фокиным у д. Нижн. Тойма (Определитель..., 1975).

Lythrum virgatum L. Найден на пойменном лугу на левом берегу р. Вятки у с. Гоньба Малмыжского р-на, 26 VIII 1993. В Кировской обл. очень редок (Определитель..., 1975).

Potamogeton alpinus Balb. Найден в р. Каме у пос. Томызь Афанасьевского р-на, 29 VII 1989; был отмечен в небольшом водоеме на торфоразработках около Макарьевского кладбища в г. Кирове, VIII 1992. В Кировской обл. прежде был собран лишь однажды (Определитель..., 1975).

Pyrethrum corymbosum (L.) Scop. Собран на опушке дубового леса у д. Мал. Китяг Малмыжского р-на, 3 VII 1994. Ранее указывался как очень редкий вид для юга области (Определитель..., 1975).

Thalictrum aquilegifolium L. Собран в окр. г. Кирова, VII 1993, правильность определения подтверждена Н. Н. Цвелевым; в окр. с. Лекма Слободского р-на в сыром еловом лесу, 14 VII 1988. Ранее был известен по сборам И. А. Шабалиной в окр. г. Кирова (Определитель..., 1975).

Utricularia minor L. Найден на торфоразработках в окр. с. Чекан Увинского р-на, VII 1993; на верховом болоте пос. Кокман Красногорского р-на, VIII 1993. В Удмуртии отмечался однажды у г. Камбарка (Баранова и др., 1992).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 141 с.

Егорова Т. В. Род Осока — *Carex* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 134—219.

Ефимова Т. П. Определитель растений Удмуртии. Ижевск, 1972. 224 с.

Крылов П. Н. Материалы к флоре Вятской губернии // Тр. О-ва естествоисп. при Казанск. ун-те. 1885. Т. 14. Вып. 1. С. 3—131.

Определитель растений Кировской области. Киров, 1975. Т. 1. 256 с.; Т. 2. 304 с.

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510 с.

Удмуртский государственный университет
Ижевск
Кировский объединенный историко-архитектурный и литературный музей

Получено 14 XII 1994

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.312.75

Н. В. Степанов, Е. Н. Муратова

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ТАКСОНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ

N. V. STEPANOV, E. N. MURATOVA. CHROMOSOME NUMBERS OF SOME TAXA OF HIGHER PLANTS OF KRASNOYARSK TERRITORY

Приведены данные о хромосомных числах 35 видов высших растений Красноярского края.

Гербарные материалы исследованных таксонов хранятся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE), Центрального сибирского ботанического сада (NS), Красноярского педагогического института (KRAS), Красноярского государственного университета (КГУ) и Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН (ИЛиД).

Apiaceae

Aegopodium podagraria L. s. str., **2n = 42.** Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, территория лесопитомника Ермаковского лесхоза, 1992 г., Степанов (КГУ).[1]

Aegopodium podagraria L. s. l., **2n = 22** (взрослые растения); **2n = 38** (7 проростков); **2n = 39** (3 проростка). Ермаковский р-н, окрестности д. Осиновки и пос. Танзыбей, вершина Безымянного ключа (бассейн р. Бол. Кебеж), 1990 г., Степанов (KRAS, КГУ).

Cicuta virosa L. var. *latisecta* Čelak., **2n = 22**. Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, протока Исакина, р. Мал. Кебеж у Китаевой горы, 1990 г., Степанов (КГУ).

Coriandrum sativum L., **2n = 22**. Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1991 г., Степанов (КГУ).

Asteraceae

Erigeron politus Fries (*E. elongatus* Ledeb.), **2n = 18**. Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, р. Танзыбей, 1991 г., Степанов (КГУ).

Hieracium echioides Lumn., **2n = 18** (7 проростков); **2n = 27** (3 проростка). Ермаковский р-н, окрестности деревень Григорьевки и Низкозопки, 1991 г., Степанов (КГУ).

Lactuca tatarica (L.) C. A. Mey., **2n = 27**. Г. Красноярск, микрорайон Пашенный, 1991 г., Степанов (КГУ).

Leucanthemum vulgare Lam., **2n = 36**. Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, р. Черный Танзыбей, 1990 г., Степанов (КГУ).

---

[1] Приведем также данные по этому виду из Новосибирской обл.: **2n = 42** (6 проростков); **2n = 44** (9 проростков). Новосибирская обл., Академгородок, окр. Центрального сибирского ботанического сада, 1990 г., Степанов (КГУ).

Senecio erucifolius L., **2n = 40**. Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, протока Исакина, р. Мал. Кебеж у Китаевой горы, 1991 г., Степанов (КГУ).

S. viscosus L., **2n = 24**. Г. Красноярск, микрорайон Пашенный, р. Енисей, 1990 г., Степанов (LE, NS, KRAS, КГУ).

Boraginaceae

Brunnera sibirica Stev., **2n = 14**. Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, сопки по правому берегу р. Бол. Кебеж, 1991 г., Степанов (КГУ).

Cynoglossum officinale L., **2n = 24**. Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, 1991 г., Степанов (КГУ).

Echium vulgare L., **2n = 32**. Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, 1991 г., Степанов (КГУ).

Cannabaceae

Cannabis ruderalis Janisch., **2n = 20**. Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1990 г., Степанов (NS).

Humulus lupulus L., **2n = 20** (8 проростков); **2n = 40** (1 проросток). Ермаковский р-н, окр. д. Осиновки, южный склон Осиновской горы, ключ Солонечный, 1991 г., Степанов (КГУ).

Fabaceae

Trifolium aureum Poll., **2n = 14**. Ермаковский р-н, в 6 км южнее пос. Танзыбей, предгорья Кулумысского хр., р. Черный Танзыбей близ устья Спирина ключа, 1990 г., Степанов (КГУ).

T. lupinaster L., **2n = 32**. Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 1991 г., Степанов (КГУ).

Gentianaceae

Gentiana decumbens L. fil., **2n = 26**. Г. Красноярск, Академгородок, обрывы Афонтовой горы к р. Енисей, 1991 г., Степанов (КГУ).

Iridaceae

Iris ruthenica Ker-Gawl., **2n = 84**. Каратузский р-н, долина р. Мал. Тайгиш выше устья Золотого ключа (Западный Саян, подножие хр. Чатырбат-Тайга), 1991 г., Степанов (КГУ).

Lamiaceae

Galeopsis ladanum L., **2n = 16**. Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, 1990 г., Степанов (КГУ).

Leonurus quinquelobatus Gilib., **2n = 18**. Ермаковский р-н, пос. Танзыбей, 1991 г., Степанов (КГУ, KRAS).

Origanum vulgare L., **2n = 30**. Ермаковский р-н, окр. д. Осиновки, Осиновская гора, 1991 г., Степанов (КГУ).

Liliaceae

Gagea granulosa Turcz., **2n = 24**. Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Черная Речка, Веховой хр., 1990 г., Степанов (КГУ).

Hemerocallis minor Mill., **2n = 22**. Ермаковский р-н, окрестности деревень Григорьевки и Осиновки, 1991 г., Степанов (КГУ).

Tulipa uniflora (L.) Bess. ex Baker, **2n = 24**. Ермаковский р-н, окрестности деревень Григорьевки и Низкозопки, 1991 г., Степанов (КГУ).

Paeoniaceae

Paeonia anomala L., **2n = 10**. Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 1992 г., Степанов (КГУ).

Poaceae

Festuca gigantea (L.) Vill., **2n = 42**. Ермаковский р-н, окр. д. Осиновки, долина Солонечного ключа, 1991 г., Степанов (КГУ).

Rumex stenophyllus Ledeb., **2n = 22** (7 проростков); **2n = 20** (1 проросток). Окрестности г. Красноярска и д. Базаихи, 1990 г., Степанов (КГУ).

R. obtusifolius L. subsp. *sylvestris* (Lam.) Čelak. (*Rumex sylvestris* (Lam.) Wallr.), **2n = 24** (7 проростков); **2n = 36** (взрослые растения). Западный Саян, Кедранский хр., ключ Кедран — приток р. Тайгиш, близ устья, 1991 г., Степанов (КГУ).

Ranunculaceae

Aconitum septentrionale Koelle, **2n = 16**. Ермаковский р-н, окр. д. Осиновки, Солонечный ключ, 1991 г., Степанов (КГУ).

Ranunculus acris L., **2n = 14**. Емельяновский р-н, окр. д. Крутой, 1990 г., Степанов (КГУ).

Rosaceae

Agrimonia pilosa Ledeb., **2n = 56** (7 проростков); **2n = 70** (2 проростка). Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, гора Котор, 1991 г., Степанов (КГУ).

Violaceae

Viola hirta L., **2n = 20** (8 проростков); **2n = 18** (3 проростка). Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 1991 г., Степанов (КГУ).

V. mirabilis L., **2n = 20**. Ермаковский р-н, окр. пос. Танзыбей, Китаева гора, 1991 г., Степанов (КГУ).

V. selkirkii Pursh ex Goldie, **2n = 24**. Ермаковский р-н, окрестности пос. Танзыбей и д. Осиновки, Безымянный ключ, 1991 г., Степанов (КГУ).

Красноярский государственный университет
Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН
Красноярск

Получено 5 VII 1992

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58(45)

Фундаментальный труд, посвященный 100-летию Итальянского ботанического общества

T. K. YURKOVSKAYA. FUNDAMENTAL EDITION DEVOTED TO THE CENTENARY OF ITALIAN BOTANICAL SOCIETY

К 100-летию Итальянского ботанического общества (Società Botanica Italiana — SBI) была опубликована великолепная библиографическая и обзорно-историческая сводка в 2 томах.[1] Редактор издания — президент Итальянского ботанического общества профессор Franco Pedrotti.

Ботаники и ботанические библиографы России ее «не заметили», вероятно, только вследствие известной причины — отсутствия новых поступлений иностранной литературы в наши научные библиотеки.[2] Я получила ее в октябре 1994 г. в подарок от редактора профессора Pedrotti, с которым мы сотрудничаем в международном проекте по созданию «Карты растительности Европы».

Книга великолепно издана: на меловой бумаге, с иллюстрациями и оригинальными заставками перед каждой главой. На суперобложке II тома изображено несколько видов, описанных знаменитыми итальянскими ботаниками или названных в их честь: *Ajuga tenorii* Parl., *Centaurea parlatoris* Heldr., *Ophrys bertolonii* Mor., *Morisia monanthos* (Viv.) Asch., рисунки исполнены автором одной из статей U. Tosco. В нижней части суперобложки изображен символ SBI — изящная пармская фиалка на фоне силуэта башни. Рисунки повторены и на картонной коробке, в которую вложены оба тома. Библиофилу это издание доставит несказанное удовольствие.

В I томе «Библиографический указатель периодических изданий Итальянского ботанического общества (1844—1986)» кратко изложена история периодических изданий SBI, начиная с предыстории общества, приведены указатель принятых сокращений, затем список всех периодических изданий. Главным среди них является «Итальянский ботанический журнал», название которого на протяжении более века (с 1884 г.) несколько раз менялось. С 1894 г. началась сплошная нумерация томов (vol. I, 1894—vol. 120, 1986). В исторической главе приведены факсимиле всех обложек журнала. С 1984 г. журнал стал международным. С 1892 по 1926 г. издавался «Бюллетень Итальянского ботанического общества». В 1967—1968 гг. было опубликовано 7 номеров под названием «Информационный листок Общества», а с 1969 г. бюллетень начал выходить под названием «Informatore botanico Italiano. Bolletino della Società Botanica Italiana». С 1969 по 1986 г. опубликовано 18 томов.

После списка следует указатель всех статей, опубликованных в упомянутых выше изданиях в алфавитном порядке авторов, всего 9610 названий. В конце тома приведен аналитический указатель, в котором статьи (их порядковые

---

[1] 1888—1988. Publicazioni in occasion del Centenario della Società Botanica Italiana. Firenze: SBI. 1988. Vol. I. Indice Bibliographico dei Periodici della Società Botanica Italiana (1844—1986). XL+ +495 p.; Vol. II. 100 anni di ricerche botaniche in Italia (1888—1986). IX+1124 p.

[2] См.: В. Захаров, В. Фортов. Наука уже в коме // Газета «Известия». № 211. 2 ноября 1994 г. С. 4.

номера) сгруппированы по следующим рубрикациям в порядке латинского алфавита: альгология, анатомия, фармацевтическая ботаника и этноботаника, лесная и сельскохозяйственная ботаника, ботаническая систематика и таксономия, бриология, кариология и цитотаксономия, картография, цитология, дендрохронология, экология (общая, климатология, педология и т. п.), эмбриология, фенология, физиология растений (включая биохимию и биофизику), флористика (другие страны), флористика (Италия), фитопатология и цецидология, фитогеография, генетика (включая цитогенетику и репродуктивные явления), гидробиология, гистология, лихенология, микология, микробиология, миксомицеты, общая морфология(включая биометрию и биологию цветения), ботанические сады, гербарии и музеи, палеоботаника, палинология, охрана природы, история ботаники, биографии, некрологи и библиография, тератология, разное, растительность (включая фитосоциологию).

Том II «100 лет ботанических исследований в Италии (1888—1986)» содержит обзорные статьи, которые дают представление не только об истории, но и о современном состоянии, тенденциях развития разных ветвей ботаники, одни из которых (классические) насчитывают все 100 лет, другие совсем молоды, некоторые направления развиваются последовательно, какие-то бурно, а иные затухают. Все статьи написаны ведущими итальянскими ботаниками. Каждая из них также сопровождается большими списками литературы. Я в основном лишь перечисляю статьи, чтобы читатель смог выбрать для себя то, что его особенно заинтересует.

Первые четыре публикации — исторические. После краткого введения следует репродукция в полном объеме первого «Бюллетеня Итальянского ботанического общества», опубликованного в 1888 г. в «Nuovo Giornale Botanico Italiano» (vol. 20, p. 183—192). Затем на 85 страницах описана 100-летняя история SBI (E. Maugini), включая перечень состава всех президиумов, избираемых через 3 года. Третья статья исторического цикла — перечень конгрессов и экскурсий, организованных SBI (C. Cortini Pedrotti, F. Pedrotti). На снимках — смена эпох, дамской и мужской моды, афиш и поколений. В заключение помещена статья почетного профессора Падуанского университета, члена SBI с 1922 г. Carlo Cappelletti «Воспоминания об учителях». Он поделился впечатлениями о деятельности SBI за этот период, о крупных ботаниках O. Mattirolo, G. Gola, G. Negri и о самых значительных достижениях ботаники за прошедшее время.

Эта статья как бы перекидывает мост к следующему разделу — обзорным статьям о развитии, успехах и современном состоянии разных направлений ботаники в Италии. Он открывается небольшой статьей S. Tonzig под несколько интригующим названием «Высшие растения: немного млекопитающие и немного птицы», в которой описывается строение органов размножения у растений, преимущества семяпочки и процесс от оплодотворения до диссеминации. E. Honsell в статье «Цитология» начинает ее историю с работ G. Licopoli (1868) и G. Arcangeli (1890), описывает исследования по морфологии, происхождению и функционированию составных частей клеток, развитию методики и технических средств. В статье F. M. Gerola «Тридцать лет электронной микроскопии в Италии» излагается материал об успехах, достигнутых в разных разделах ботаники с применением электронного микроскопа. Специальная статья посвящена ультраструктуре бриофитов (R. Castaldo Cobianchi). Затем идут статьи «Век изучения анатомии растений» (P. Pizzolongo, A. M. Carafa, R. Gambardella) и «Работы по эмбриологии растений» (T. Dolcher). Далее следует несколько статей по физиологии: «100 лет физиологии растений» (O. Arrigoni), «Физиология семян» (P. Meletti, C. Floris), «100 лет исследованиям in vitro культуры растительных клеток и тканей в Италии» (A. Bennici). Анатомо-физиологический цикл заключается статьями «Цитогенетика и генетика растений и сельское хозяйство» (G. T. Scarasia Mugnozza) и «Репродуктивная биология» (E. Pacini).

Следующий ряд статей посвящен отдельным систематическим группам: «100 лет альгологии в Италии» (G. Tripodi, S. Santisi), «Вклад микологии в итальянскую ботанику» (A. Ceruti, S. Scannerini), «Флористическое изучение миксомицетов» (V. Credaro, A. Pirola), «Кризис лихенологии в Италии» (P. L. Nimis), «100 лет бриологии» (C. Cortini Pedrotti, U. Tosco), «100 лет птеридологии» (M. P. Bizzari), «Голосеменные» (S. Sabato), «Век систематики и филогении покрытосеменных» (G. Cristofolini). Этот ряд заканчивается двумя статьями: «100-летие итальянской систематики растений» (E. Nardi) и «Цитология в Италии» (F. Garbari).

Статьей P. V. Arrigoni «Направления и проблемы в исследованиях флоры Италии за сто лет» открывается флористический цикл: «Флора Италии» (R. Venanzoni), «Региональная флористика северо-восточной Италии» (F. Montacchini), «История флористических исследований северо-востока» (L. Poldini), «100 лет флористики в Тоскане и Эмилии-Романьо» (M. Raffaelli, M. Rizzotto), «Флористические исследования в центральной Италии» (B. Anzalone, A. J. Brilli-Cattarini, F. Tammaro), «Региональная флористика в южной Италии» (G. Caputo, M. Ricciardi, V. La Valva), «Состояние флористики в Сицилии» (F. M. Raimondo), «100 лет флористических исследований в Сардинии» (B. Corrias).

Заключается флористический цикл и открывается следующий (геоботанический) статьей S. Pignatti «Итальянские ботанические исследования в области фитогеографии (1888—1988)».

Далее идет статья A. Pirola «Этапы изучения растительности и фитосоциология в Италии». Не могу не описать заставку к этой статье: на ней изображены последовательные сукцессионные ряды зарастания и заболачивания — от водоема до черноольшаника. Сравнительно невелика по объему очень емкая по содержанию статья F. Pedrotti «Геоботаническая картография Италии». Для нас особенно интересна предложенная этим автором типология геоботанических карт, которые он делит на флористические, фитогеографические, фитогеографические количественные, ботанико-географического районирования, растительности, экологические. Он приводит описания и примеры карт всех типов и наиболее подробно рассматривает карты растительности. Заканчивается статья прикладными аспектами картографии. Весь цикл завершается статьей «Экология растений в Италии» (A. Virzo de Santo, A. Onnis), в которой рассматривается ряд проблем от аутэкологии до экосистем и вопросов деградации среды.

Затем вновь чередуются обзорные статьи по отдельным разделам ботаники: «100 лет фенологии» (G. G. Lorenzoni), «Век лимнологических исследований» (P. Cordella, A. Paganelli), «Век палеоботаники в Италии» (E. Biondi), «Палинология к столетию SBI» (D. Bertolani Marchetti, D. Dallai), «Дендрохронология» (E. Corona), «100 лет лесной ботаники» (R. Gellini, P. Grossoni), «Век фармакологической ботаники» (E. M. Cappelletti), «Цецидология» (G. Govi), «Прогресс и этапы патологии растений» (G. Govi, A. Matta).

В конце II тома помещены еще семь статей. В первой из них — «Гербарии Италии» (G. Moggi) — имеются очень интересная карта их местонахождений и таблица с детальными сведениями о всех гербарных коллекциях. Следующей идет близкая ей по структуре статья «Ботанические сады Италии» (P. De Luca). В статье «Ботаника и территория» (C. Blasi, F. Bruno) обсуждаются прикладные аспекты ботаники, значение растительности в организации ландшафтов, природоохранные проблемы и т. д. Две статьи посвящены вкладу ученых Италии в исследование внеевропейской флоры: одна из них — об изучении флоры Африки, другая — о флоре остальных материков и островных территорий (R. E. G. Pichi Sermolli, FMLS). В заключение приведены две библиографические работы: «Сто лет ботанических изданий» (C. Lenzi-Grillini) и «Список публикаций SBI» (M. Aleffi).

Рецензируемая сводка в 2 томах является не только ценным справочником,

в ней дан серьезный и глубокий анализ состояния и перспектив развития различных направлений ботаники в Италии.

Т. К. Юрковская

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 I 1995

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9(4)

Atlas Florae Europaeae. Distribution of vascular plants in Europe / Ed. by J. Jalas, J. Suominen (on the basis of team-work of European botanists). Vol. 10. *Cruciferae* (*Sisymbrium* to *Aubrieta*). Maps 2110—2433. Helsinki, 1994. 224 p. (Атлас флоры Европы. Распространение сосудистых растений в Европе / Под ред. Я. Яласа, Ю. Суоминена. Т. 10. *Cruciferae* (от *Sisymbrium* до *Aubrieta*). Карты 2110—2433. Хельсинки, 1994. 224 с.)

N. N. TSVELEV. (*A REVIEW*). ATLAS FLORAE EUROPAEAE. DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN EUROPE. VOL. 10. 1994

Очередной, 10-й том хорошо известного европейским ботаникам «Атласа флоры Европы» («Atlas Florae Europaeae») включает в себя значительную часть семейства крестоцветных (*Brassicaceae* или *Cruciferae*) — от рода *Sisymbrium* до рода *Aubrieta* в порядке современной системы. Как и другие тома этого издания, он подготовлен под редакцией финских ботаников J. Jalas и J. Suominen при участии многих европейских ботаников из разных стран. Мы не будем повторять здесь разнообразную информацию об этом издании, изложенную в уже опубликованной в «Ботаническом журнале» (1992. Т. 77. № 12. С. 142—144) рецензии О. А. Связевой на его 9-й том. Отметим лишь, что «Атлас» был задуман как очень ценное дополнение к другому многотомному труду европейских ботаников — «Флоре Европы» («Flora Europaea»). Семейство крестоцветных включено в 1-й том этой «Флоры», вышедший в 1964 г., а в 1993 г. вышел в свет 1-й том 2-го издания «Флоры Европы». Организаторам «Атласа» с самого начала работы удалось избежать нередких при картировании такого масштаба ошибок, когда на карты наносятся местонахождения всех имеющихся в разных гербариях образцов какого-либо вида без проверки правильности его определения (а ошибочные определения в гербариях встречаются часто). Это было достигнуто благодаря удачному подбору авторов и консультантов, привлечению целого ряда специалистов по отдельным группам растений из разных стран, в том числе и из России.

Организаторами издания была разработана наиболее информативная форма «Атласа» с использованием очень удобного для читателей сеточного метода картирования. К сожалению, на фоне довольно полной изученности флор большинства европейских стран европейская часть бывшего СССР оказалась значительно менее изученной, что можно видеть на многих картах «Атласа». Это легко объяснить относительно небольшим количеством ботаников-флористов для такой обширной территории. Однако в будущем российским коллекторам следует учитывать, что необходимо собирать с изучаемой территории не только те виды, которые кажутся более интересными или редкими, но и полный набор видов, составляющих локальные флоры. Например, из ряда районов Ленинградской или Новгородской обл. в гербариях отсутствуют сборы многих широко распространенных видов, и далеко не всегда ясно, имеются они там или нет.

Следует отметить, что кроме точных данных о распространении отдельных видов и подвидов благодаря широкому исследованию литературы и привлечению

для работы специалистов по отдельным группам читатель «Атласа» может почерпнуть из него также библиографию и новейшие сведения о номенклатуре приведенных в каждом томе таксонов. Поскольку «Флора Европы» в этом отношении уже заметно устарела, начиная с 5-го тома «Атласа» во вводных частях каждого тома приводятся как впервые обнаруженные на территории Европы таксоны, так и номенклатурные изменения в их названиях по сравнению с соответствующими томами «Флоры Европы». Такие данные имеются и в рецензируемом томе «Атласа». Это прежде всего «Дополнения», бóльшую часть которых составляет список видов и подвидов, не принятых в качестве самостоятельных таксонов в 1-м томе «Флоры Европы» (1-е издание). Таких таксонов в «Атласе» 46 (36 видов и 10 подвидов) главным образом из родов *Erysimum* L. (27) и *Arabis* L. (7). Далее перечисляются таксоны, описанные во время издания 1-го тома «Флоры Европы» или после него и потому в него не включенные. Их в «Атласе» 26 (13 видов и 13 подвидов). Затем следуют флористические новинки — виды и подвиды, описанные не из Европы, но впервые найденные на ее территории после издания 1-го тома «Флоры» (8 видов и 2 подвида).

В то же время из «Атласа» исключен ряд видов и подвидов, приведенных в 1-м томе «Флоры Европы» отчасти вследствие отсутствия достоверных данных об их распространении в Европе (3 вида и 1 подвид), отчасти по номенклатурным соображениям (16 видов и 4 подвида): принятые во «Флоре Европы» таксоны оказались синонимами других таксонов. В последнем случае целесообразность объединения некоторых таксонов (например, включение крымского вида *Hesperis steveniana* DC. в среднеевропейский *H. sylvestris* Crantz) вызывает сомнения. Кроме того, в «Атласе» по сравнению с 1-м томом «Флоры Европы» есть пять случаев перевода видов из одного рода в другой и девять случаев перевода видов в подвиды или подвидов в виды. Последним изменениям мы не придаем большого значения из-за отсутствия каких-либо объективных критериев, по которым отличаются виды от подвидов у растений. Мы сомневаемся также в правильности включения некоторых традиционно принимаемых в отечественной литературе родов в другие роды, в особенности в том, что в «Атласе» род *Cheiranthus* L. присоединен к роду *Erysimum* L., а род *Nasturtium* R. Br. — к роду *Rorippa* Scop., вследствие чего широкоизвестные виды этих 2 родов получили названия *Erysimum cheiri* (L.) Crantz (с. 51) и *Rorippa nasturtium-aquaticum* (L.) Hayek (с. 141).

Определение границ между родами в семействе крестоцветных во многих случаях является нелегкой задачей. Мы считаем, что здесь, как и в других семействах, более мелкие роды более естественны. Поэтому, несмотря на наличие «переходных» видов, мы предпочитаем сохранять род *Dentaria* L., присоединенный в «Атласе», как и во «Флоре Европы», к роду *Cardamine* L. (с. 146—148). Более обосновано принятое там же присоединение рода *Turritis* L. к роду *Arabis* L. (с. 184). Выделения в самостоятельный род *Hesperidium* (DC.) G. Beck из рода *Hesperis* L., на наш взгляд, заслуживает очень обособленный вид *Hesperis tristis* L., который тогда будет называться *Hesperidium triste* (L.) G. Beck.

Из рода *Sisymbrium* в объеме, принятом в «Атласе», по нашему мнению, заслуживают выделения в самостоятельные роды такие «аномальные» по строению стручков виды, как *S. supinum* L. (с. 15) и *S. officinale* (L.) Scop. (с. 28). В этом случае первый из них следует относить к роду *Kibera* Adans. (1763, Fam. Pl. 2 : 417) под названием *K. supina* (L.) Fourr. (1868, Annal. Soc. Linn. Lyon. Nouv. Sér. 16 : 332), а второй — к роду *Velarum* (DC.) Reichb. (1828, in Mossl. Handb. ed. 2, 2 : 1103; = *Sisymbrium* sect. *Velarum* DC. 1821, Syst. Nat. 2 : 459) под названием *V. officinale* (L.) Reichb. (1828, l. c.: 1165). Иногда употребляемое для последнего вида родовое название *Chamaeplium* Wallr. (1822, Sched. Crit.: 376) не может быть принято, так как в него при первоописании был включен тип ранее описанного рода *Kibera* — *Sisymbrium supinum*.

В «Атлас» стоило бы включить еще один «аномальный» южноафриканский вид *Sisymbrium* — *S. thellungii* O. E. Schulz (1919, in Engl. Pflanzenreich, 70(VI, 105) : 83; Цвелев, 1977, Нов. сист. высш. раст. 14 : 252). Этот вид уже давно собирался в качестве заносного растения в Южной Франции, но был пропущен во «Флоре Европы». Позднее он был найден нами в окр. Гатчины (Цвелев, цит. соч.), а затем еще в нескольких пунктах на территории бывшего СССР. С нашей точки зрения, он также заслуживает выделения в особый род — **Plastobrassica (O. E. Schulz) Tzvel. comb. et stat. nov.** (= *Sisymbrium* sect. *Plastobrassica* O. E. Schulz, 1919, l. c.: 48) под названием **Plastobrassica pachypoda (Thell.) Tzvel. comb. nov.** (= *Brassica pachypoda* Thell. 1912, Vierteljahrschr. Nat. Ges. Zürich, 56, 3 : 257).

Для российских ботаников представляют интерес еще некоторые номенклатурные изменения, приведенные в «Атласе». Так, тип *Erysimum hieracifolium* L. оказался принадлежащим или к *E. odoratum* Ehrh., или к *E. crepidifolium* Reichb. Поэтому широко распространенный в Европейской России вид, известный под названием «*E. hieracifolium*», следует называть теперь *E. strictum* Gaertn., Mey. et Scherb. (с. 81). Для близкого к нему мелкоцветкового и более узколистного вида *E. durum* J. et C. Presl в «Атласе» принято приоритетное название *E. marschallianum* Andrz. (с. 82). Отметим также, что на карте ареала этого вида отсутствуют его местонахождения восточнее Прибалтики, хотя в Северо-Западной России он является нередким «железнодорожным» растением. Почти повсеместный вид *E. cheiranthoides* L. разделен в «Атласе» на 2 подвида — subsp. *cheiranthoides* (с. 87) и subsp. *altum* T. Ahti (1962, Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn. Vanamo, 16 : 26), показанный на карте ареала (с. 88) для России лишь в 4 пунктах близ границы с Финляндией, хотя он, несомненно, распространен здесь более широко. Род *Torularia* (Coss.) O. E. Schulz принят в «Атласе» как *Neotorularia* Hedge et J. Léonard и включает в себя кроме *N. torulosa* (Desf.) Hedge et J. Léonard (с. 108) описанный из Ульяновской обл. вид *N. rossica* (O. E. Schulz) Hedge et J. Léonard (=*Torularia rossica* O. E. Schulz). Последний вид пропущен во «Флоре европейской части СССР» (Котов, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 4 : 142—143) и в недавно вышедшем «Конспекте флоры высших сосудистых растений Ульяновской области» (Благовещенский, Раков, 1994 : 1—114), хотя он имеется в сводке С. К. Черепанова (1973, Свод дополн. и измен. к «Фл. СССР»: 149).

Распространенный в Европейской России вид *Arabis gerardii* (Bess.) Koch в «Атласе» (с. 189) дан в ранге подвида с довольно длинным названием — *A. planisiliqua* (Pers.) Reichb. subsp. *nemorensis* (Wolff ex Hoffm.) Soják. Чисто техническое неудобство концепции подвидов здесь очевидно. Отметим, что во «Флоре европейской части СССР» (Котов, 1979, цит. соч.: 98) *A. gerardii* ошибочно отождествлен с *A. planisiliqua*. Там же, как и в другой отечественной литературе последнего времени, *A. hirsuta* auct. fl. ross., non (L.) Scop. объединен с *A. sagittata* (Bertol.) DC. В «Атласе» (с. 190, 192), вероятно, совершенно правильно *A. sagittata* приводится только для Украины, а для Прибалтики, Северо-Западной России и Белоруссии указывается типичный *A. hirsuta* (L.) Scop.

Среди крестоцветных особенно много адвентивных растений, которые в настоящее время интенсивно расселяются, что создает дополнительные трудности при картировании. Тем не менее почти все опубликованные находки адвентивных крестоцветных учтены составителями «Атласа». В качестве дополнения к ним можно добавить лишь немногие находки самого последнего времени в Северо-Западной России. *Erysimum diffusum* Ehrh. (с. 69) найден нами и Д. И. Третьяковым на ж.-д. путях в окрестностях С.-Петербурга и Сестрорецка. *Cardaminopsis halleri* (L.) Hayek (с. 183) найден А. О. Хааре в нескольких пунктах Ленинградской обл. (в окрестностях Елизаветино, Саблино и др.) в качестве, возможно, заносного, но в настоящее время вполне натурализовавшегося растения (Хааре считает эти местонахождения реликтовыми). *Cardamine pratensis* L. распространен в Северо-Западной России значительно более широко, чем это по-

казано в «Атласе» (с. 162), а *Hesperis pycnotricha* Borb. et Degen имеет естественные местонахождения не только на Украине, но и в России — в бассейне Дона.

В заключение нельзя не отметить еще раз большую научную ценность томов «Атласа», а также их высококачественное полиграфическое исполнение. Выход каждого его тома — большое событие для европейских ботаников самых различных специальностей, поскольку, как уже отмечалось выше, кроме детальных сведений о распространении видов и подвидов там содержится очень ценная информация о таксономии и номенклатуре представленных таксонов, о важнейшей литературе для каждого таксона и об их хромосомных числах.

Приобрести очередной том «Атласа» можно по следующему адресу: Acateeminen Kirjakauppa (the Academic Bookstore), P. O. Box 128, Helsinki, Finland.

Н. Н. Цвелев

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 12 I 1995

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

The Botanical Journal is the edition of the Russian Botanical Society. Its main task is to give a correct interpretation of the most important theoretical and methodological trends in modern botany evolution. Articles of Russian and foreign authors are published in the Botanical Journal. They are published in Russian and in English. The instructions to authors are also presented.

«Ботанический журнал» является печатным органом Российского ботанического общества и ставит своей основной задачей освещение важнейших теоретических и методологических направлений развития современной ботаники.

Журнал включает в себя следующие разделы.

Обзорные статьи.
Оригинальные статьи.
Сообщения.
Систематические обзоры и новые таксоны.
Флористические находки.
Охрана растительного мира.
Методика ботанических исследований.
Числа хромосом.
Потери науки.
Юбилеи и даты.
Критика и библиография.
Хроника.
В Российском ботаническом обществе (информация о деятельности РБО).
Письма в редакцию.

В Ботаническом журнале печатаются статьи российских (как правило, членов РБО) и иностранных авторов, содержащие не опубликованные ранее новые фактические данные и теоретические выводы. Статьи публикуются на русском или английском языке. К статье должно быть приложено заявление, в котором необходимо указать:

а) фамилию, имя, отчество (полностью) автора (авторов);
б) членство в РБО (номер членского билета);
в) специальность, ученую степень и звание;
г) адрес и телефон;
д) если авторов несколько, указать, с кем из них вести переписку.

Примечание. Статьи аспирантов и стажеров должны иметь отзывы руководителей.

Редакция Ботанического журнала просит авторов при направлении статей в печать руководствоваться изложенными далее правилами.

1. В редакцию представлять 2 экземпляра статьи, напечатанной через 2 интервала лентой средней жирности.

2. Объем статей не должен превышать: для обзорных — 25 страниц маш. текста; для оригинальных статей — 22; для сообщений — 15; для статей, помещаемых в разделы «Критика и библиография», «Юбилеи и даты», «Потери

науки», «В Российском ботаническом обществе» и «Хроника», — не более 5—6 страниц. В этот объем входят таблицы, литература и подписи под рисунками (текстовыми и вклейками; число последних — не более 2). Объем рисунков не должен превышать 1/4 объема статьи.

3. Статьи должны быть правильно оформлены.

А. Общий порядок расположения частей статьи

1. УДК.
2. И. О., фамилия автора.
3. Название статьи.
4. И. О., фамилия автора и название статьи на англ. яз.
5. Аннотация (не более 15 строк м. п.).
6. Собственно текст статьи. [Статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение** (без заголовка), **Материал и методика, Результаты и их обсуждение, Выводы**].

Примечание. Статьи, публикуемые в разделе «Систематические обзоры и новые таксоны», должны иметь русские тексты описаний новых таксонов. Публикация материалов о новых таксонах (видах и внутривидовых таксонах) будет осуществляться только при присылке типа или изотипа этих таксонов.

В соответствии с рекомендацией Международного ботанического кодекса тип (для новых таксонов) указывается после диагноза или описания.

7. Список литературы (с новой страницы).
8. Наименование учреждения, в котором была выполнена работа, и город, где оно находится.
9. Подпись автора (авторов).
10. Подписи к рисункам и таблицам-вклейкам (на отдельной странице).
11. Резюме на англ. яз. [1] (на отдельной странице).

Б. Оформление текста

1. Вся разметка в статье, а именно выделение курсива, разрядки и т. п., делается от руки карандашом. Курсив в статье выделяют волнистой линией снизу, разрядку — штриховой линией снизу. Римские цифры I, II, III и др. подчеркивать сверху и снизу для отличия от арабской цифры 1 и букв П и Ш; обозначения сносок делать цифрами (не звездочками) и ставить их после знаков препинания (принята сквозная нумерация сносок в тексте статьи); в десятичных дробях ставить точки после целых чисел; точку же как знак умножения ставить на среднюю линию; если цифры даются столбцами, то при повторении не ставить кавычек, а повторить цифры.

В сомнительных случаях обязательно следует отмечать строчные буквы двумя черточками сверху, а прописные — двумя черточками снизу (например, $\underline{\underline{О}}$ — прописная, $\overline{\overline{о}}$ — строчная буква, 0 — нуль не подчеркивать; 3 — цифра три, $\underline{\underline{З}}$ — прописная буква).

Все особые значки, а также буквы греческого и других алфавитов необходимо пояснять на полях.

2. Рисунки и текстовые таблицы следует нумеровать арабскими цифрами в порядке первого упоминания и писать сокращенно: рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 в круглых скобках или в общем контексте, на полях статьи делать разметку расстановки рисунков и таблиц (рис. 1, табл. 2 и т. д.). Фотографии, помещаемые в тексте, обозначаются как рисунки; помещаемые на

[1] Если статья будет публиковаться на англ. яз., то пп. 2, 3, 5—10 должны быть представлены на англ. яз., пп. 4, 11 — на русском.

вклейках — как таблицы-вклейки, которые следует нумеровать римскими цифрами (табл. I, табл. II и т. д) и так же писать в тексте (в подписях — таблица I).

Если рисунок один или таблица одна, то в тексте писать: см. рисунок, см. таблицу (если таблица текстовая), см. таблицу-вклейку (если это вклейка).

3. Латинские названия растений и фамилии авторов таксонов должны быть напечатаны на машинке; авторов таксонов следует указывать один раз при первом упоминании таксона в тексте статьи.

Латинские названия растений должны быть приведены по новейшим источникам (это не касается понимания границ таксонов).

4. В таксономических статьях при названии видов и их синонимов следует приводить только первоисточники и крайне необходимую для раскрытия темы статьи литературу.

5. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях дается сокращенное название учреждений. Пример: Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН (БИН), повторно: БИН, в лабораториях БИН и т. п.

6. Фамилии иностранных авторов приводятся только в оригинальном написании. При первом упоминании в тексте приводятся инициалы автора, при повторном инициалы опускаются (повторно инициалы приводятся только при фамилиях авторов-однофамильцев).

7. Ссылки на литературу даются в такой форме: 1) в случае, когда фамилия автора дана в тексте: «указывал еще В. Л. Комаров (1909)», 2) в случае, когда фамилия автора не дана в тексте: «как прежде указывалось (Комаров, 1909)», 3) в случае указания страниц: (Комаров, 1909 : 8—11). Для иностранных работ: «указывал еще A. Engler (1909)» или «как прежде указывалось (Engler, 1909)».

Ссылки на работы располагаются в хронологическом порядке опубликования, например: (Schnaft, 1931; Carniel, 1961; Батыгина и др., 1963; Романов, 1966; Сравнительная..., 1990). Перенумерование работ в списке литературы и ссылки на них в тексте условными номерами не допускаются.

Названия цитируемых работ в тексте или в подстрочных сносках, как правило, не приводятся. При точном цитировании литературных источников (в кавычках) указание страниц источника обязательно.

В. Оформление «Списка литературы»

Список литературы печатается на машинке на отдельном листе и дается под заголовком «Список литературы» (каждая литературная ссылка начинается с абзаца).

Литература в списке располагается так: сначала приводятся в порядке русского алфавита работы, опубликованные на русском, украинском и других языках (кириллицей); затем в порядке латинского алфавита — работы, напечатанные на английском, французском и других языках (латиницей). Работы отечественных авторов, опубликованные в иностранной печати, приводятся в списке иностранных работ; инициалы автора (или авторов) ставятся после фамилии; если приводится несколько работ одного автора, опубликованных в одном году, то в списке литературы и в тексте рядом с годом следует ставить буквы в алфавитном порядке: (1990а, б) — для отечественных работ и (1960a, b) — для иностранных.

Для журнальных статей последовательно приводятся фамилия авто-

ра, инициалы, заглавие статьи, название журнала (в принятом сокращении), год, том, выпуск (или номер) (арабскими цифрами), страницы (первая, последняя).

Например:

Котухов Ю. Новые виды рода *Elymus* (*Poaceae*) из Восточного Казахстана // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 6. С. 89—93.

Hedge I. C., Lamond J. M. Studies in the flora Afghanistan. VII // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 1968. Vol. 28. N. 2. P. 89—161.

Для книг приводятся фамилия автора, инициалы, полное название книги, место издания (город), год, общее число страниц.

Например:

Шенников А. П. Введение в геоботанику. Л., 1964. 448 с.

Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2 ed. N. Y., 1988. 555 p.

Ссылки на отдельные статьи из Трудов, Тезисов и коллективных монографий даются так:

Пылаев И. Г., Тяк Г. В., Шутов В. В. Некоторые особенности развития парциального куста черники и голубики // Дикорастущие ягодные растения СССР. Тез. докл. на Всесоюз. совещ. «Изучение, заготовка и охрана лесных дикорастущих ягодников». Петрозаводск, 1980. С. 139—141.

Диссертационные неопубликованные работы приводятся в списке следующим образом:

Аветисян Е. М. Палинология надпорядка *Campanulaneae*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук АН АрмССР. Ереван, 1988. 34 с.

Г. Оформление текстовых таблиц

Все текстовые таблицы должны иметь заголовки, если их больше одной, порядковый номер, который ставится над заголовком таблицы. В соответствующих местах текста должны быть сделаны ссылки на каждую таблицу, причем слово «таблица» сокращается (табл. 2).

Все сокращения, использованные в таблице, должны быть пояснены в Примечании, расположенном под ней.

Д. Оформление иллюстраций

Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшения более чем в 3 раза. На обратной стороне каждой иллюстрации следует указать простым мягким карандашом, без продавливания: а) фамилию автора, б) название статьи, в) порядковый номер рисунка), г) верх и низ.

Штриховые рисунки должны быть сделаны черной тушью на кальке или на плотной белой бумаге, а все обозначения — только на втором экземпляре.

Фотоснимки представляются в 2 экземплярах, они должны быть контрастными, отпечатанными на гладкой (не сатинированной) бумаге с накатом, черно-белые. Обозначения на лицевой стороне фотографии следует делать только на одном экземпляре.

Рисунок должен быть по возможности разгружен от надписей; все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к нему или в тексте. Выделы легенд ботанических и других карт, кривые графиков и т. п. нумеруются всегда справа или обозначаются буквами, а содержание этих обозначений раскрывается в подписи к рисунку или в тексте.

В подписи к рисунку указывается, что приведено на оси абсцисс и что на оси ординат.

Редакция посылает автору оттиск набранной статьи, которая должна быть проверена, подписана к печати и срочно выслана в редакцию. Неполучение или несвоевременное получение авторской правки не приостанавливает печатания статьи. Изменения и дополнения против оригинала не допускаются, должны быть исправлены только опечатки.

Статьи, представленные с несоблюдением «Правил», будут возвращаться авторам.

Редакция высылает автору 5 экземпляров оттисков опубликованной статьи.

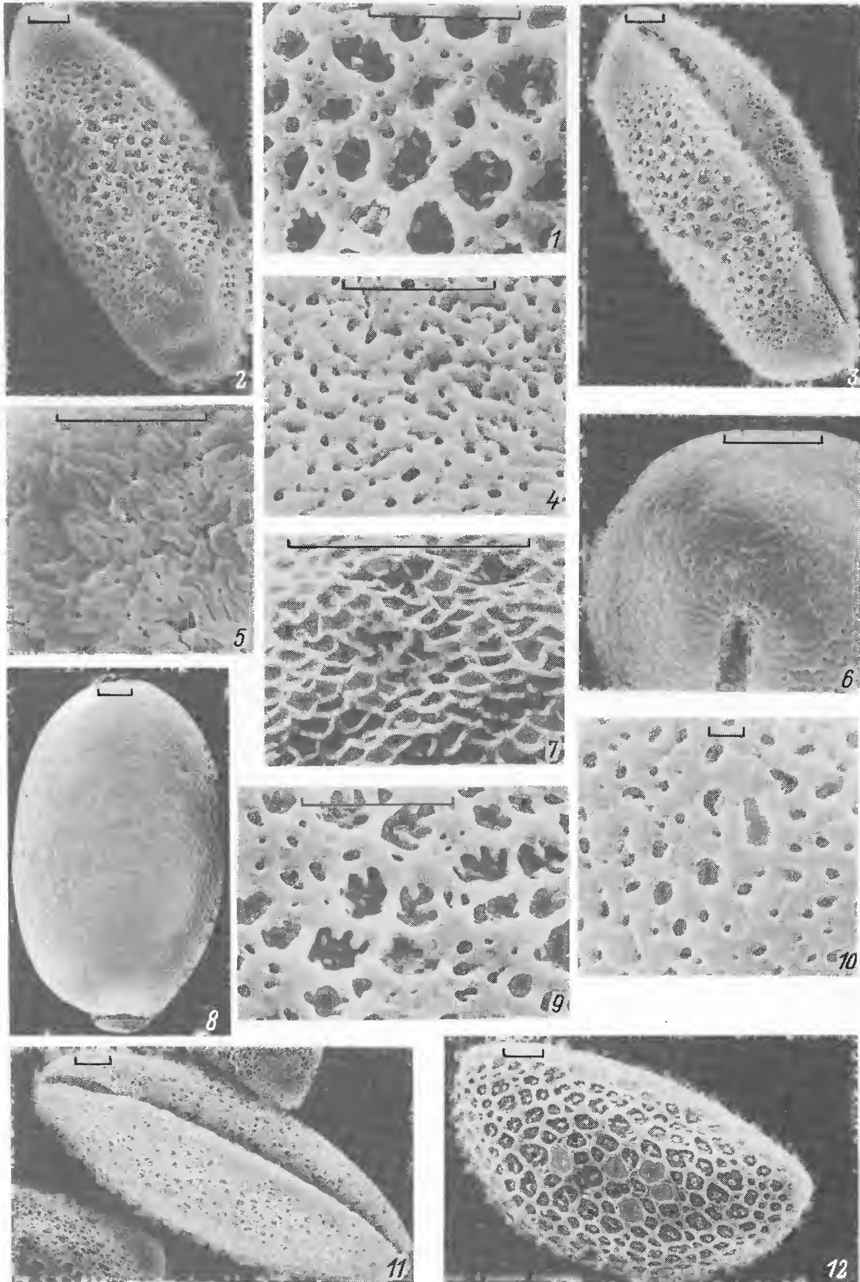


Таблица I. Пыльцевые зерна и поверхность экзины представителей сем. *Alliaceae*.

1—3 — *Agapanthus praecox* subsp. *orientalis*; *4* — *Nectaroscordum siculum* subsp. *bulgaricum*; *5, 6* — *Milula spicata*; *7, 8* — *Leucocoryne ixioides*; *9, 11* — *Triteleia laxa*; *10* — *Tulbaghia alliacea*; *12* — *Calliprora ixioides*. *1, 9* — сетчатая экзина, на стенках ячей многочисленные перфорации, дно ячей бугорчатое; *2, 3, 8, 11, 12* — общий вид пыльцевых зерен; *4, 5* — перфорированно-струйчатая экзина; *6* — часть пыльцевого зерна, внизу закругленный конец борозды; *7, 10* — сетчатая экзина, ячеи с простыми стенками. Масштабная линейка — 5 мкм.

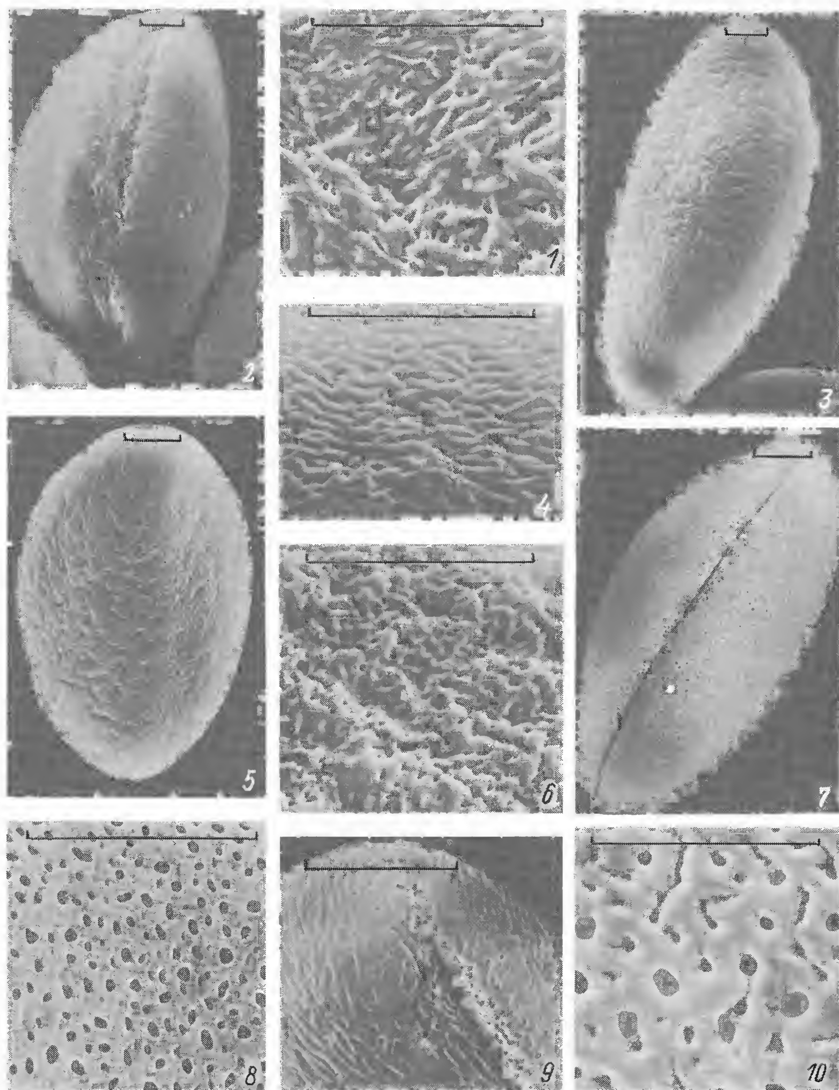


Таблица II. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов рода *Allium* (подрод *Rhizirideum*).

1—4 — *A. ochotense*; *5, 6* — *A. victorialis*; *7, 8* — *A. semenovii*; *9* — *A. nutans*; *10* — *A. atrosanquineum*. *1, 4, 6* — перфорированно-струйчатая экзина; *2, 3, 5, 7* — общий вид дистально-1-бороздных пыльцевых зерен; *8* — мелкосетчатая экзина; *9* —часть пыльцевого зерна, в центре узкая борозда с заостренными концами; *10* — сетчато-струйчатая экзина. Масштабная линейка — 5 мкм.

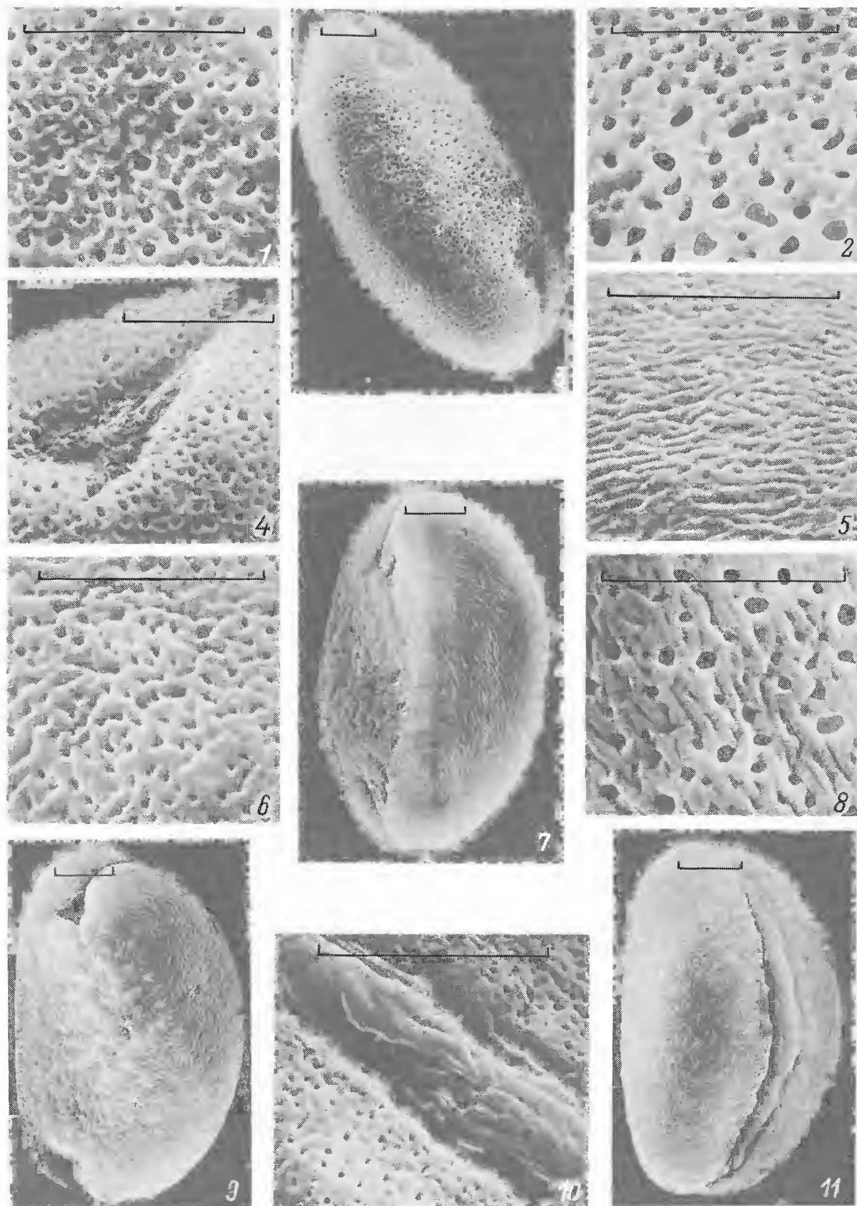


Таблица III. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов рода *Allium* (подрод *Allium*, секция *Allium*).

1 — *A. rotundum*; *2, 4* — *A. erubescens*; *5—7* — *A. dictyoprasum*; *8* — *A. affine*; *9—11* — *A. aucheri*. *1, 2* — мелкосетчатая экзина; *3, 7, 9, 11* — общий вид дистально-1-бороздных пыльцевых зерен, концы борозд далеко заходят на проксимальную сторону; *4* — часть поверхности пыльцевого зерна, в центре — расширенный конец борозды; *5, 6* — перфорированно-струйчатая экзина; *8* — сетчато-струйчатая экзина; *10* — часть пыльцевого зерна, в центре — складчатая бороздная мембрана. Масштабная линейка — 5 мкм.

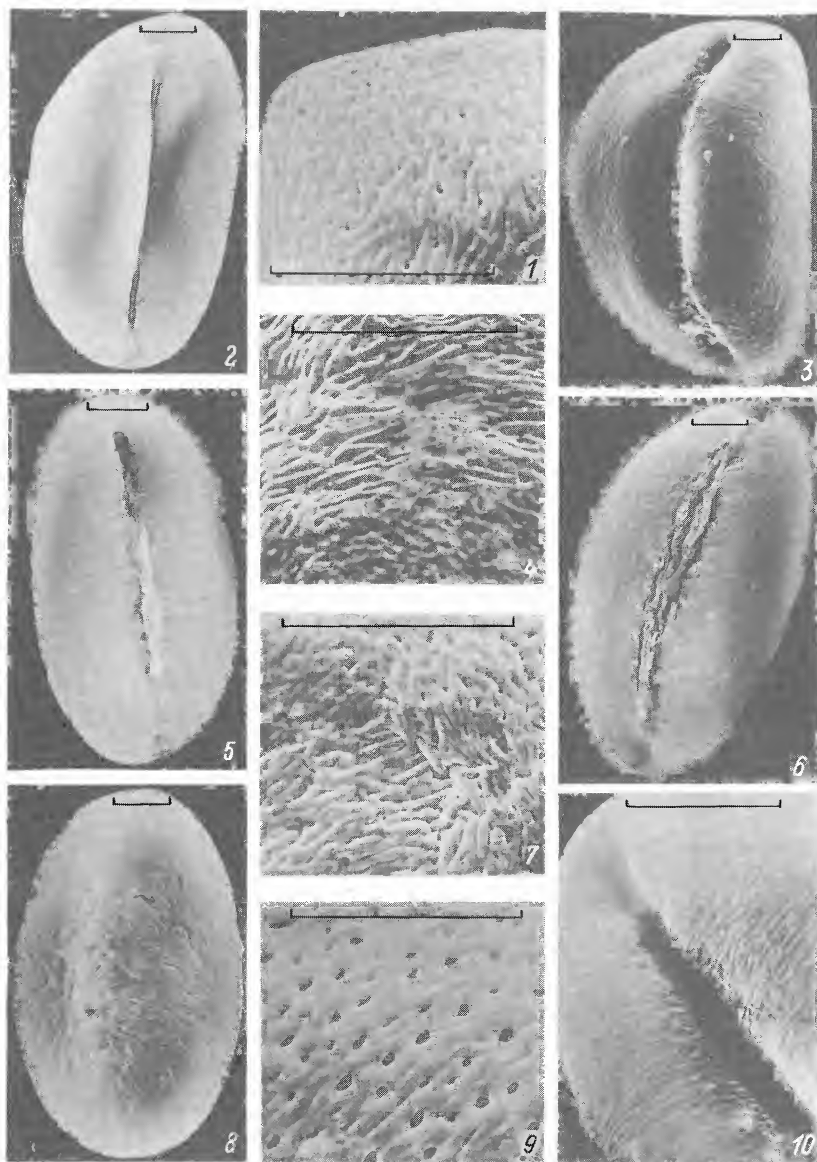


Таблица IV. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов рода *Allium* (подрод *Allium*, секция *Scorodon*).

1, 2, 9 — *A. mochatum*; *3—6* — *A. griffithianum*; *7, 8, 10* — *A. caesium*. *1, 4, 7* — перфорированно-струйчатая экзина; *2, 3, 5, 6, 8* — общий вид дистально-1-бороздных пыльцевых зерен; *9* — мелкосетчатая экзина; *10* — часть пыльцевого зерна с бороздой в центре. Масштабная линейка —5 мкм.

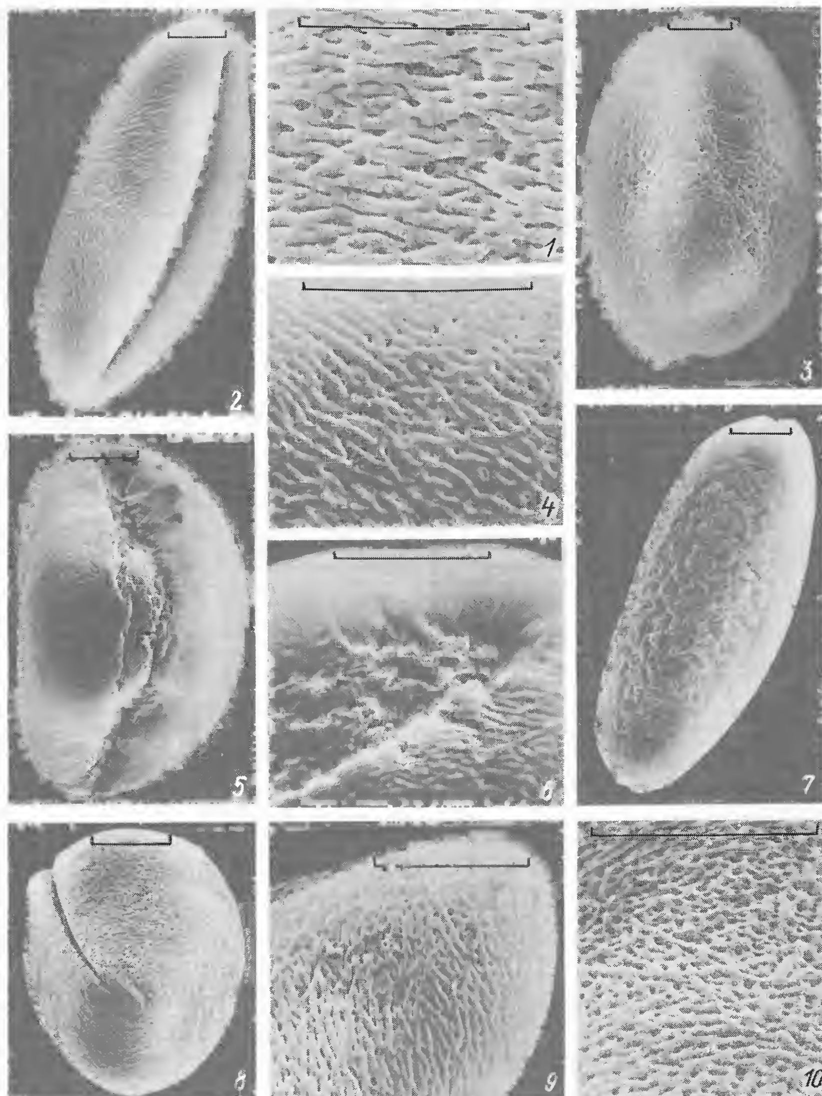


Таблица V. Пыльцевые зерна и поверхность экзины видов рода *Allium* (подрод *Amerallium*, подрод *Melanocrommyum*).

1—3 — *A. paradoxum*; *4, 5* — *A. oreophilum*; *6* — *A. chrystophii*; *7* — *A. caspium*; *8* — *A. cardiostemon*; *9* — *A. iliense*; *10* — *A. gigantheum*. *1, 4, 9, 10* — перфорированно-струйчатая экзина; *2, 3, 5, 7, 8* — общий вид дистально-1-бороздных пыльцевых зерен; *6* — часть пыльцевого зерна, в центре — конец борозды с бугорчатой мембраной. Масштабная линейка — 5 мкм.

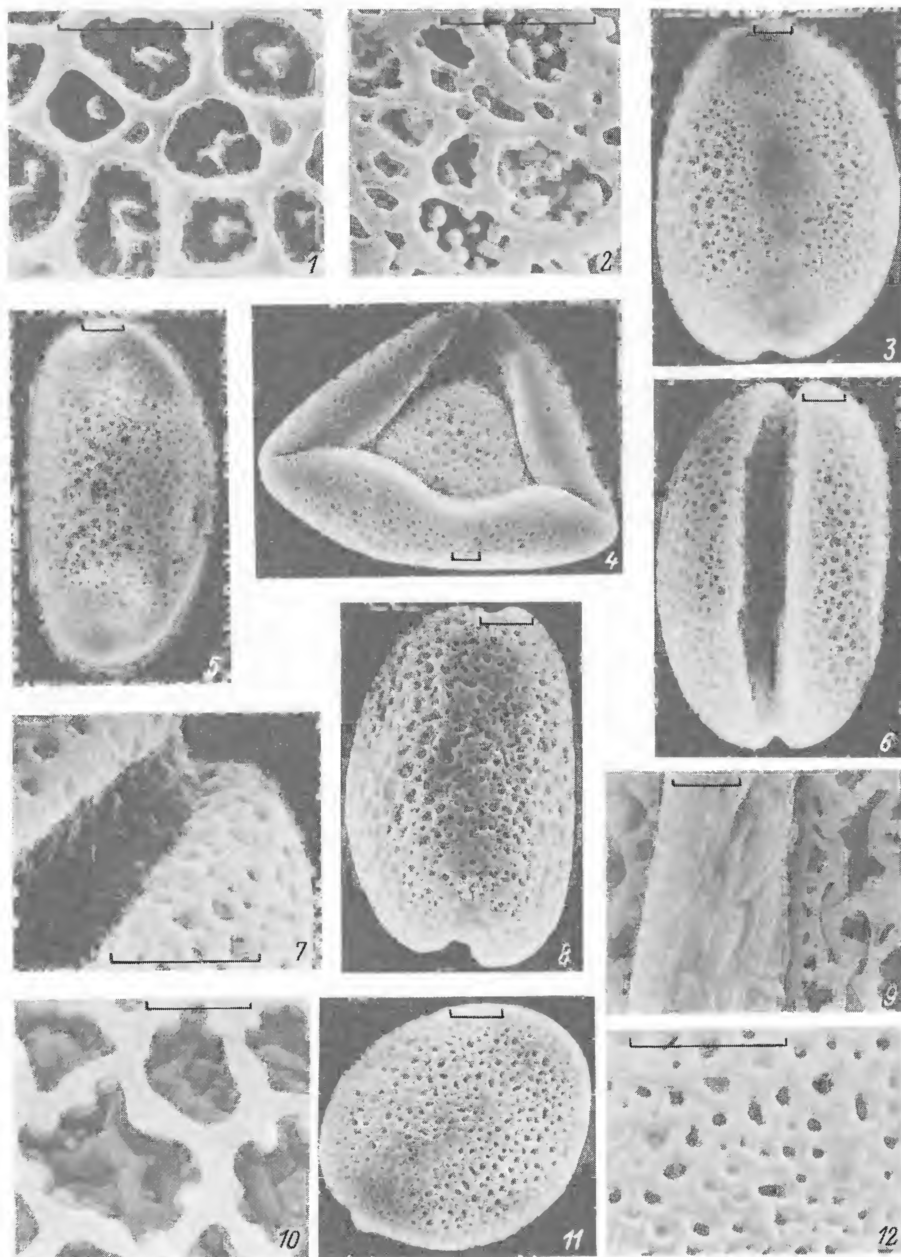


Таблица VI. Пыльцевые зерна и поверхность экзины представителей сем. *Alliaceae*.

1 — *Calliprora ixioides*; *2, 3, 5* — *Brodiaea coccinea*; *4* — *Brevoortia ida-maia*; *6—8* — *Dichelostemma californica*; *9, 10* — *Bessera elegans*; *11, 12* — *Miersia chilensis*. *1, 2, 10* — крупносетчатая экзина; *3, 5, 6, 8, 11* — общий вид 1-бороздных пыльцевых зерен; *4* — трихотомосулькатное пыльцевое зерно с крышечкой на апертуре; *7, 9* — часть пыльцевых зерен с бороздой в центре; *12* — мелкосетчатая экзина; стенки ячей сплошные. Масштабная линейка — 5 мкм.

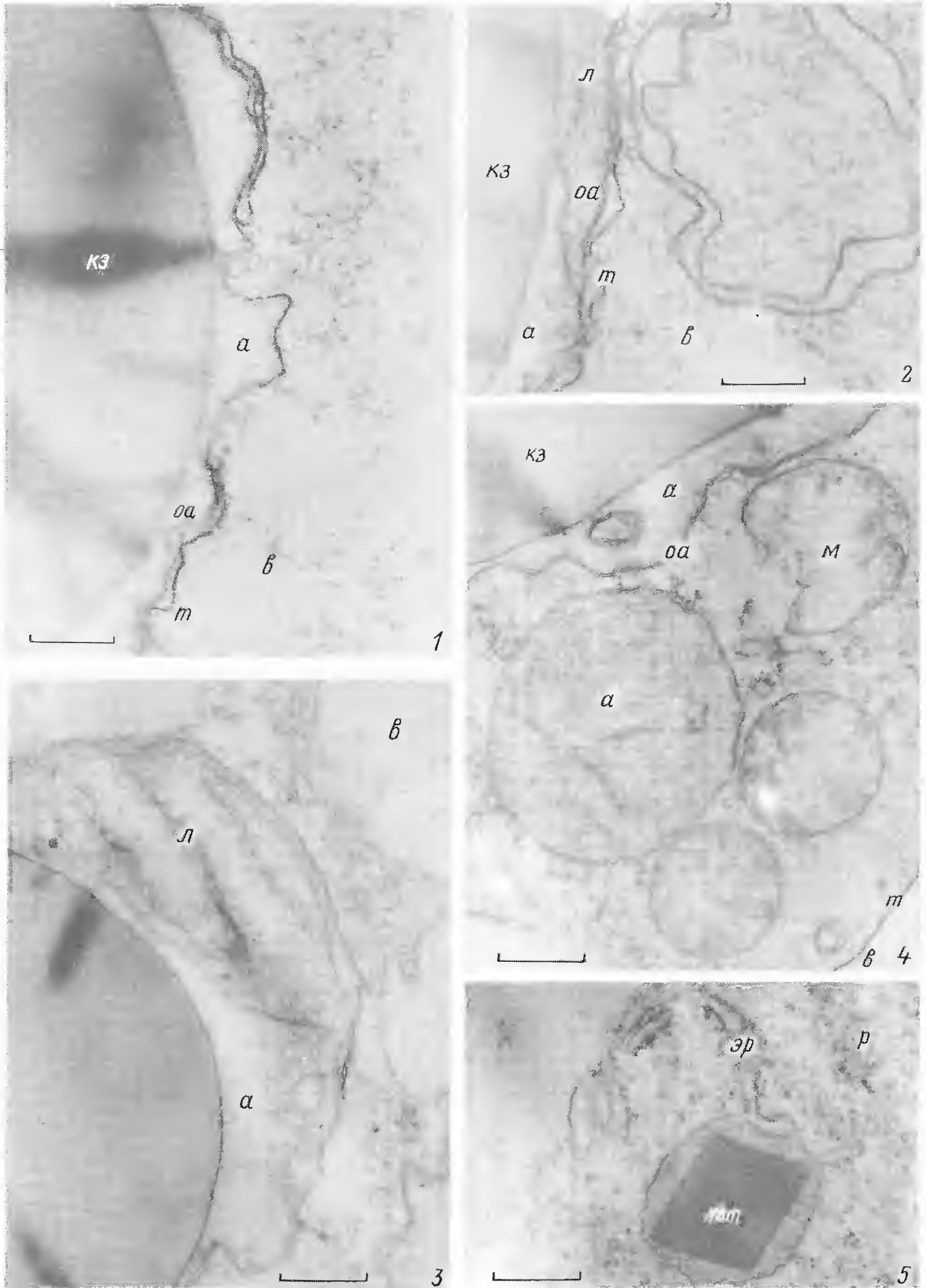


Таблица I. Фрагменты клеток крахмалоносной паренхимы мини-клубней, образовавшихся на Земле.

1—3 — амилопласты, *4* — амилопласт и митохондрии, *5* — микротело. *а* — амилопласт, *в* — вакуоль, *кз* — крахмальное зерно, *л* — ламелла, *м* — митохондрия, *мт* — микротело, *оа* — оболочка амилопласта, *р* — рибосома, *т* — тонопласт, *эр* — эндоплазматический ретикулум. Масштабная линейка: *1—5* — 0.5 мкм.

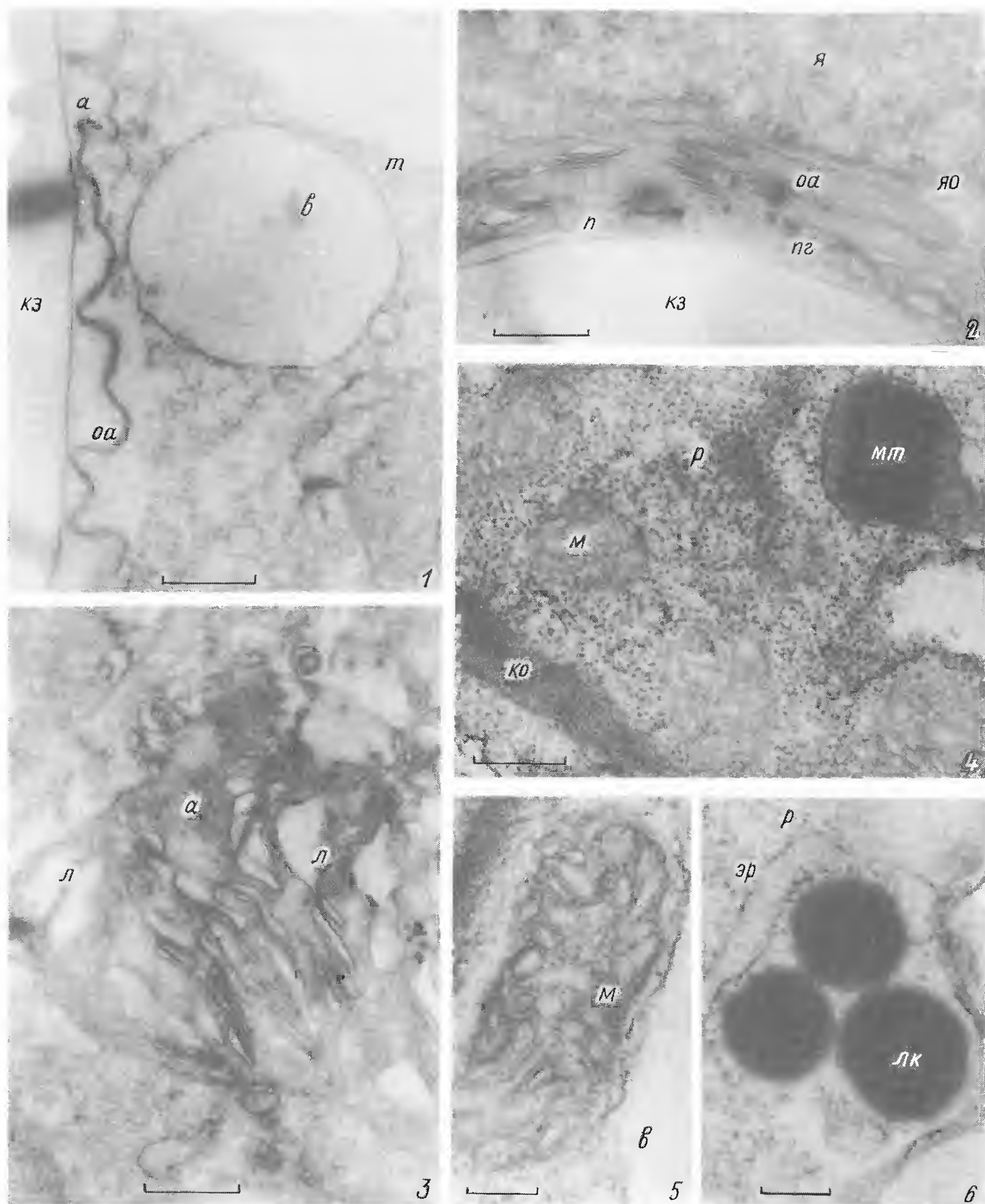


Таблица II. Фрагменты клеток крахмалоносной паренхимы мини-клубней, образовавшихся в космическом полете.

1—3 — амилопласты, *4* — митохондрия, *5* — митохондрии и микротело, *6* — липидные капли. *ко* — клеточная оболочка, *п* — пластида, *пг* — пластоглобула, *я* — ядро, *яо* — ядерная оболочка. Остальные обозначения те же, что и на табл. I. Масштабная линейка: *1—3, 5* — 0.5; *4, 6* — 0.2 мкм.

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1995. VOL. 80. N 6)

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1995. Т. 80. № 6)

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1995. Т. 80. № 6. 1—128.